3 2044 107 227 951

Paleo
F159.3

Université de Montpellier
Institut de Botanique.

Ch. Flahault

La Paléobotanique

dans ses rapports avec la végétation actuelle.

Introduction à l'enseignement de la Botanique.

Conférences faites à l'institut de Botanique
de Montpellier

Semestre d'hiver 1902 - 1903.

Notes recueillies par MM. Lagarde, licencié ès Sc. préparateur
et Bernard Collin, licencié ès-lettres, étudiant à l'institut de Botanique.

en dépôt chez Paul Klincksieck, libraire-éditeur
3. rue Corneille, Paris.

ARNOLD
ARBORETUM
HARVARD
UNIVERSITY

à Mr René Zeiller

membre de l'Institut

hommage d'affectueuse reconnaissance

C. Flahault

Table analytique des matières.

Introduction 3
Chapitre I. – Notions préliminaires 12
Chapitre II. – Thallophytes 32
Chapitre III. – Bryophytes, Characées, Ptéridophytes et groupes d'affinités douteuses. 54
Chapitre IV. – Végétaux phanérogames. – Gymnospermes. 93
Chapitre V. – Angiospermes. 135
Chapitre VI. – Différenciation des climats. Constitution successive des flores actuelles. 162
Chapitre VII. – Résultats généraux et conclusions. 193
Index alphabétique des noms de plantes et de fossiles. 202.

Il y a 13 ans, la création de l'Institut de Botanique, due à l'énergique et bienveillante initiative de M. L. Liard, groupait officiellement, dans les mêmes bâtiments, les divers enseignements de la Botanique de notre Université. C'était la consécration des efforts poursuivis depuis plusieurs années par les professeurs pour unir leur bonne volonté de la manière la plus profitable aux nombreux étudiants français et étrangers que nous attirent la vieille réputation de notre Université et les avantages exceptionnels qu'offre le pays aux études biologiques.

Plus libre désormais d'élargir le cadre de mon enseignement, grâce à nos laboratoires bien outillés et dirigés avec sollicitude par des collaborateurs dévoués, dans ce magnifique jardin botanique dont toutes les ressources sont mises au service exclusif de la Science, grâce à des enseignements multiples, coordonnés avec soin, auxquels ne manquent ni le dévouement ni l'autorité, je pouvais songer à combler les lacunes de nos programmes.

J'avais reconnu que la plupart de nos jeunes étudiants n'ont pas la moindre notion de l'histoire du monde organique; leur attention n'a pas été attirée sur elle. Il m'a paru nécessaire qu'un étudiant qui aborde l'étude des sciences biolo-

giques sache que les êtres qu'il voit, animaux ou plantes, n'ont pas toujours existé, que nous assistons à une phase de l'histoire du monde dont il convient de connaître au moins les grandes lignes.

Je consacre, depuis lors, au début de chaque année scolaire, une série de conférences à la Paléobotanique comme introduction aux études supérieures de Biologie végétale. Le résultat a dépassé mes espérances. Elles intéressent les étudiants, et contribuent certainement à leur montrer la haute portée des études biologiques.

Je me suis décidé en 1891-92 à leur en donner des résumés autographiés qui n'ont pas été publiés mais que j'ai soumis à la critique de quelques-uns des plus éminents paléobotanistes français et étrangers. Ils ne m'ont pas ménagé leurs bons avis. Quelques-uns m'ont envoyé de précieux objets de démonstration. Je les en remercie ; je leur dois d'avoir continué avec confiance à donner aux botanistes de l'Université de Montpellier un enseignement qui leur est utile. Je dois surtout les témoignages d'une vive gratitude à M. R. Zeiller, qui ne s'est jamais lassé de m'encourager et qui me décide à donner aujourd'hui un nouveau résumé de ces conférences, plus conforme à l'état d'une science qui fait de si rapides progrès.

Introduction.

Sommaire. — Les conditions actuelles de la surface de la Terre ne peuvent expliquer ni les faits nombreux de disjonction des mêmes espèces végétales, ni l'isolement d'une foule d'espèces par rapport aux autres représentants des groupes naturels auxquels elles appartiennent; ni l'existence d'espèces endémiques, étroitement localisées, ni la réunion dans certaines stations de végétaux manifestant des adaptations biologiques très différentes. Il y a lieu de rechercher si l'histoire du développement du monde végétal peut nous éclairer.

Un certain nombre de nos arbres, le Chêne pubescent (Quercus sessiliflora var. pubescens), le Chêne vert, le Chêne liège, le Châtaignier, le Hêtre, le Noisetier, le Peuplier blanc, le Peuplier noir, le Saule Marceau (Salix Capraea) abondent dans les îles de la Méditerranée comme autour du bassin de cette mer, occupant un niveau altitudinal uniquement déterminé par les conditions de climat et de sol, tout comme si la mer n'opposait aucun obstacle à leur libre distribution.

Un grand nombre des plantes qui sont très répandues sur les sommets de nos Alpes, le sont aussi sur les sommets des Pyrénées, bien que leur organisation rende impossible leur maintien dans les plaines intermédiaires. Beaucoup de ces plantes ne sont pas moins répandues dans les fjelds scandinaves et jusqu'au niveau de la

mer en Laponie, dans les îles arctiques, en Sibérie, jusqu'au Groënland et aux terres polaires américaines, en dépit des terres et des mers qui séparent ces différents territoires, empêchant d'une manière complète tout transport actuel. Dans une autre direction, beaucoup de ces plantes de nos Alpes élevées se retrouvent sur les sommets du Caucase, dans le grand massif de l'Asie centrale, dans le Pamir et jusqu'aux montagnes de la Chine occidentale, malgré la mer Noire et les steppes de la Russie méridionale, malgré les déserts de la Perse et du Turkestan.

Bien plus, plus de 500 plantes vasculaires qui font partie de la flore spontanée des plaines tempérées de l'Eurasie, font également partie de la flore spontanée du continent américain septentrional (1). Sur 1250 espèces de Mousses connues dans l'Amérique du Nord, 620 sont en même temps en Europe.

Ces <u>espèces</u> sont <u>disjointes</u> par des étendues plus ou moins vastes où elles ne sauraient vivre, à travers lesquelles il n'est pas possible d'admettre qu'elles aient été transportées naturellement, qu'elles se soient répandues d'elles-mêmes, quand bien même on supposerait que de longues périodes de siècles ont été nécessaires à ce transport.

Les arbres, les végétaux aquatiques submergés, les herbes, les lianes, les plantes adaptées aux climats froids,

---

(1) Tout près de 400 espèces vasculaires d'Europe se sont naturalisées dans l'Amérique du Nord, depuis la découverte de l'Amérique ou du moins s'y maintiennent comme espèces adventices.

aux climats humides, etc., fournissent des exemples pareils. On en cite dans toutes les régions du monde. Les exemples en sont beaucoup plus fréquents que ne le pensait A. de Candolle (Géographie botanique raisonnée, p. 1025-1055, 1855). La statistique floristique des régions extra-européennes est beaucoup plus avancée qu'il y a un demi-siècle. Elle en a révélé un grand nombre de cas.

Chose digne de remarque, en ce qui concerne l'hémisphère boréal, les animaux manifestent dans leur distribution sur les continents américain et eurasiatique, les mêmes particularités que les plantes; plusieurs centaines d'Insectes, même parmi les plus paresseux et les plus sédentaires, comme les Carabiques, se trouvent à la fois en Eurasie et dans l'Amérique boréale; cette communauté d'espèces s'étend aux Arachnides, aux Lépidoptères, aux poissons d'eau douce les moins capables de vivre dans les eaux marines, aux Mammifères aussi, parmi lesquels on peut citer le Castor, le Lemming et le Renne comme vivant à la fois sur les continents boréaux malgré les océans qui les séparent (E. Blanchard, 1891)

On connait même un certain nombre d'espèces de plantes qui se trouvent à peu près partout dans le monde, si bien qu'il est beaucoup plus facile de dire où elles ne se trouvent pas, que de préciser les pays où on les trouve. Ces <u>plantes cosmopolites</u> appartiennent à tous les groupes; elles paraissent très nombreuses parmi les Thallophytes, Algues, Champignons, Lichens et chez les Muscinées; mais on ne saurait encore généraliser les résultats que donne leur étude entreprise à ce point

de vue. Les Cryptogames vasculaires en fournissent des exemples relativement nombreux ; mais les végétaux angiospermes nous en révèlent toujours de nouveaux. On connaît maintenant plusieurs centaines de végétaux angiospermes cosmopolites répandus sur la surface de la Terre comme si les mers ne leur offraient pas le moindre obstacle. Elles sont partout où le climat n'empêche pas leur développement. (Höck)

Il est certain toutefois que les différents groupes naturels de végétaux se comportent très différemment quant à la proportion des espèces communes à plusieurs régions séparées par des barrières naturelles.

Beaucoup d'espèces disjointes présentent d'ailleurs dans leur distribution des particularités remarquables. Pour en citer quelques exemples, nous n'avons qu'à choisir parmi les plantes qui se trouvent dans le rayon ordinaire de nos herborisations de chaque année.

Adonis vernalis L., qui n'est pas rare sur les landes de nos causses calcaires cévenols, se trouve aussi sur les plateaux de l'Espagne orientale, dans le sud de la Suisse et de l'Allemagne, en Alsace, aux Carpathes et en Roumanie, au Caucase, aux îles baltiques d'Öland et de Gotland ; mais il abonde surtout dans les steppes de la Russie, de la Sibérie et s'étend probablement sans interuption, jusqu'à la Chine. Très clairsemée ; essentiellement disjointe à l'Ouest de l'Europe, cette espèce est donc très répandue dans toutes les plaines de la Russie et de l'Asie septentrionale et orientale.

Diplotaxis humilis Gr. et Godr. peuple de ses

rosettes éparses les argiles compactes de la plaine de St Martin de Londres, à moins de 200 m. d'altitude, et bien près de Montpellier; on l'observe aussi près d'Algon, au pied de nos Cévennes; il habite aussi les rochers de la montagne de Sainte-Victoire en Provence, à moins de 1000 m. d'altitude. Or cette plante abonde dans les marnes noires du Lias des Alpes, jusqu'à 1500 et 1800 m. et on la retrouve au Piémont.

Subularia aquatica L. est une très modeste Crucifère, haute de quelques centimètres, monotype, c'est-à-dire seule de son genre. Elle est sur le bord des lacs froids de l'Amérique boréale, des Montagnes Rocheuses et de la Californie; dans la zone boréale de l'Eurasie, de l'Islande, à la Sibérie, aux lacs d'Ecosse, dans la Campine belge, dans nos Vosges et sur les rives des petits lacs de la partie orientale de nos Pyrénées (bassins supérieurs de l'Aude et de l'Ariège.)

Reseda Jacquini Reichenbach est fréquent dans nos basses Cévennes siliceuses; on l'a retrouvé en un seul point du Roussillon. On ne le connaît ailleurs que dans les îles grecques et peut-être sur le bord occidental de la péninsule des Balkans.

Saponaria bellidifolia Smith est sur les causses dolomitiques de l'Aveyron. On ne le retrouve ailleurs que dans le sud de l'Italie, dans les Balkans et les montagnes de la Grèce.

Trifolium purpureum Loiseleur assez répandu dans les terrains sans calcaire du Bas-Languedoc et de la Provence rhodanienne, n'est connu ailleurs que dans le sud de l'Italie, en Grèce, aux

 Balkans, dans l'Asie mineure et les contrées voisines.

Ligularia Sibirica espèce monotype très répandue en Sibérie et en Chine, où elle se rattache à de nombreuses espèces de Cineraria ou mieux de Cacalia, s'étend dans toute l'Eurasie boréale, atteint la Russie moyenne avec la Pologne, les montagnes de l'Europe centrale et les Alpes orientales. Chez nous elle est en 4 points seulement, en Bourgogne, en Auvergne, en Lozère et dans le Capcir à l'est des Pyrénées.

Cirsium odontolepis Boissier (voisin du Cirs. eriophorum Scopoli) est en France dans le Roussillon et près de Béziers; on ne le connaît ailleurs qu'en Grèce.

Centaurea cristata Bartling se trouve aux petites Pyrénées du Roussillon, puis à la péninsule des Balkans jusqu'à la Vénétie.

Centaurea corymbosa Pourret est dans les collines calcaires de la Clappe, près de Narbonne, puis seulement au Piémont.

Scolymus grandiflorus Desfontaines, plante très répandue en Algérie, dans l'Italie méridionale, en Sicile et à Malte n'est connue ailleurs qu'à Collioure, en Roussillon.

Ces exemples, pris à peu près au hasard, pourraient être multipliés par centaines. Si nous dépassons les limites de nos herborisations en commun, nous en trouvons une foule d'autres qui nous révéleraient des particularités frappantes dans leur disjonction. Le Rhododendron ponticum L. est l'une des espèces les plus caractéristiques du Caucase; il est l'espèce dominante

d'une association qui couvre d'immenses espaces et forme souvent des fourrés impénétrables ; on ne connaît cet arbuste ni en Crimée, ni aux Carpathes, ni dans les Balkans, ni aux Alpes, mais seulement tout au sud du Portugal dans le massif de l'Algarve, à la serra de Monchique.

Le Betula nana L. est un arbrisseau tout à fait caractéristique des toundras arctiques ; il couvre d'immenses étendues dans toutes les plaines marécageuses de l'Eurasie boréale. Il n'est pas actuellement dans les plaines basses de l'Europe occidentale, mais on le trouve sur le Brocken en Allemagne, aux Sudètes et dans les hautes tourbières du Jura. On ne le trouve ni dans les Alpes, ni aux Balkans, ni au Caucase. – Nous n'en voulons point citer d'autres.

Il y a d'ailleurs dans la flore de l'Europe occidentale et méditerranéenne, un certain nombre de plantes phanérogames qui étonnent, même les botanistes novices, par les particularités de leur organisation, et plus encore par leur isolement complet par rapport aux autres membres des groupes naturels auxquels elles appartiennent. Telles sont dans notre Midi méditerranéen : Styrax officinalis, Ostrya carpinifolia, Smilax aspera, Vitis vinifera (1), Jasminum fruticans, Vitex agnus-castus, Nerium Oleander, Aphyllanthes monspeliensis, Anagyris fœtida, Myrtus communis, Cercis siliquastrum, Ceratonia siliqua, Laurus nobilis, Ficus Carica, Coriaria myrtifolia, Platanus orientalis ; dans nos Pyrénées : Ramondia pyrenaica, et Borderea (Dioscorea) pyrenaica ; telles sont encore

---

(1) J'espère avoir établi (in Burnat, Fl. des Alpes marit., III, 2e part. p. 297-301, 1902) que Vitis vinifera L. est bien spontané dans le dom. méd. fr.

dans toute la France tempérée, le Houx (Ilex Aquifolium), Adoxa Moschatellina et, ça et là, Staphylea pinnata, Berberis vulgaris, Spiraea hypericifolia, var. obovata.

Comment peuvent s'expliquer ces faits de disjonction, d'isolement plus ou moins complet? Il y a là d'intéressants problèmes à résoudre.

D'autres faits encore retiennent l'attention des botanistes. S'il existe entre nos hautes montagnes de France une remarquable conformité floristique, manifestée par des centaines d'espèces communes aux Alpes et aux Pyrénées, on trouve à côté d'elles des espèces plus ou moins voisines, spéciales les unes aux Alpes, les autres aux Pyrénées et étroitement localisées. Parmi les espèces endémiques les plus remarquables de nos Alpes occidentales, citons seulement: Iberis aurosica et Candolleana, Eryngium spina-alba, Carduus aurosicus, Centaurea uniflora, Berardia subacaulis, Veronica Allionii, Fritillaria delphinensis, Allium narcissifolium, etc., etc..

Elles sont plus abondantes encore et plus nettement distinctes dans les Pyrénées; Thalictrum macrocarpum, Alyssum pyrenaicum et Lapeyrousianum, Erodium macradenum et Manescavi, Endressia pyrenaica, Dethawia tenuifolia, Xatardia scabra, Senecio leucophyllus, Ramondia pyrenaica, Passerina calycina, Euphorbia Chamaebuxus en sont les meilleurs exemples.

Nous apprendrons, d'autre part, que le milieu agit d'une manière active sur les végétaux, que la chaleur, l'eau, la lumière, le sol interviennent pour les modifier, pour les adapter aux conditions sous lesquelles ils vi-

vent nécessairement, ne pouvant s'y soustraire par la fuite, comme les animaux. Les plantes s'adaptent de manières diverses au milieu qui leur est imposé, et la physionomie de la végétation la mieux adaptée n'est pourtant pas monotone. Dans les stations les plus sèches de notre Midi, on trouve à la fois des arbres à feuilles persistantes comme le Chêne vert, des arbustes épineux comme le Genêt (Genista Scorpius), des arbrisseaux à feuilles tomenteuses et odorantes comme les Cistes, les Lavandes, le Thym et le Romarin; des plantes bulbeuses dont tous les organes extérieurs se dessèchent et disparaissent pendant la saison la plus chaude, des plantes à feuilles succulentes gorgées d'eau, des Graminées dont les feuilles s'enroulent en gouttières, etc.

Mais l'adaptation au milieu ne saurait expliquer pourquoi les Sapins sont à côté des Hêtres dans les forêts de nos montagnes, pourquoi des Pins forment des forêts sur les rivages ensoleillés de la Méditerranée (Pinus halepensis, Pinaster, Pinea, etc.) et sur les sommets neigeux de nos montagnes et jusqu'au voisinage de la limite de la végétation arborescente (Pinus montana, Cembra.) Nous avons à rechercher les causes qui ont pu déterminer de pareilles associations.

Si la connaissance des rapports actuels des plantes avec le milieu où elles vivent ne nous donne pas la solution de ces problèmes, peut-être l'histoire du monde végétal nous éclairera-t-elle. C'est dans cet espoir que nous en abordons l'étude.

Chapitre I.

Notions préliminaires.

Sommaire. — Fossiles : fossilisation des végétaux ; fossilisation des tissus minéralisés. L'être est conservé et minéralisé ; conservation par substitution ; l'être n'est pas conservé ; empreinte, moule. Traces indirectes.
Roches de nature organique ; craie, tripoli, tourbe, lignite, houille, anthracite, formation de la houille.
Nomenclature. Utilisation des renseignements paléobotaniques ; mauvais état des végétaux fossiles ; insuffisance de la statisque paléofloristique ; faciès marin et faciès terrestre. Nécessité d'une critique attentive.

Fossiles. — Nous réservons le nom de fossiles pour les restes organiques contenus dans les dépôts sédimentaires. Ils sont ou bien disséminés parmi les dépôts de nature minérale, ou accumulés en couches épaisses. (Ex. Diatomées, houille.)

Fossilisation. — Nous nous occuperons surtout de la conservation des fossiles végétaux. Qu'il s'agisse d'animaux ou de végétaux, les conditions actuelles suffisent à expliquer les phénomènes de fossilisation.

D'une manière générale, les restes sont peu usés et paraissent avoir subi peu de transports. Ils paraissent être tombés dans l'eau et en avoir atteint le fond d'autant plus lentement que leur densité était plus

faible. Ils y ont été recouverts de couches de vase qui les a mis à l'abri du contact de l'air ; ce qui a permis leur conservation. Soustraits à l'action de l'air par la glace (Dinotherium de Sibérie), par une couche de résine (ambre oligocène de la Baltique), les corps organiques ne subissent plus de fermentation et peuvent être conservés indéfiniment. - Ce cas est très rare.

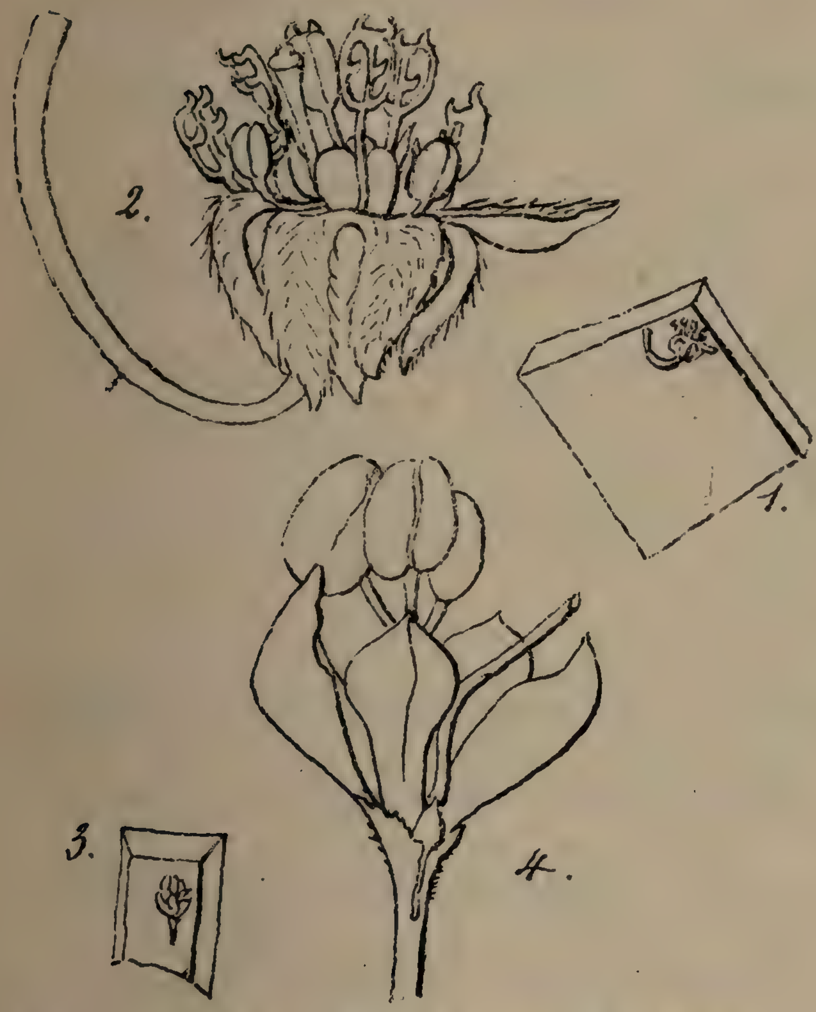


Fig. 1. - Fossiles de l'ambre du Samland.
1, 2. Cinnamomum prototypum Conwentz
3, 4. Ilex minuta Conwentz.
d'après Conwentz

Si l'organisme a des parties minéralisées, ces parties se conservent plus ou moins, suivant leur nature et les conditions particulières qu'elles subissent : os, coquilles, squelette calcaire des Algues Corallinées, des Siphonées verticillées, squelette siliceux des Diatomées. - Si l'organisme a des parties difficilement et très lentement attaquables par les agents chimiques ou biologiques, elles se conservent aussi plus ou moins : squelette corné des Insectes, cuticules des végétaux.

Dans tous les autres cas, il y a conservation et transformation plus ou moins incomplètes. L'être peut être conservé lui-même ; ou bien il est détruit et nous n'en avons que le moule.

1°. - L'être lui-même est plus ou moins conservé. -

14. S'il est de structure homogène et s'il est solide, il a souvent conservé sa forme (tiges cylindriques, racines); s'il est creux ou s'il comprend des tissus mous, il est ordinairement écrasé (tiges creusées de lacunes ou présentant une moelle parenchymateuse très développée, Calamites, Lepidodendron, etc.). Les parties les plus délicates ont souvent disparu, en raison même de leur mollesse et de leur extrême altérabilité. Cependant on a trouvé l'empreinte du corps de Bélemnites, celle du corps de Méduses sur les vases calcaires de Solenhofen (Suisse). Il n'est donc pas impossible qu'on trouve aussi l'empreinte d'Algues très altérables.

Les fossiles ont été fréquemment le <u>centre d'attraction de matières minérales</u>, bisulfure de fer, carbonate de chaux, silice; ils se trouvent alors enchassés au milieu de nodules; ils y sont souvent bien conservés et ont été protégés par la dureté même des nodules.

Les fossiles ont subi souvent l'infiltration de substances en dissolution; ces substances ont parfois détruit le fossile; en beaucoup de localités, les Mollusques fossiles du calcaire grossier Eocène ont disparu de la sorte; nous n'en avons que le moule. Il arrive aussi que la substance minérale s'est substituée à la matière organique; il semble alors que les organes soient parfaitement pénétrés, enrobés par la silice. La <u>structure</u> en est <u>conservée</u> avec tous ses détails. C'est grâce à cette substitution de la substance organique par la silice qu'on a pu étudier avec tant de succès l'anatomie comparée d'une foule de végétaux Cryptogames et Gymnospermes paléozoïques (dépôts houillers de Grand'

Croix près Saint-Etienne)

2°- <u>L'être n'est pas conservé</u>.- C'est ce qui arrive le plus souvent pour les végétaux. Sa destruction est plus ou moins lente et sa combustion plus ou moins complète; le plus souvent il en reste des traces sous forme de poussière noire, souvent agglomérée en fines lames schistoïdes sous l'influence des actions métamorphiques.- Si même la fossilisation a été réalisée au contact de l'air, comme il arrive pour les tufs et les travertins, la combustion peut être complète; il n'en reste aucun débris.

Des substances dissolvantes interviennent aussi parfois au cours de la fossilisation pour détruire l'organisme lui-même. C'est ainsi que de certains dépôts du calcaire grossier éocène, on ne possède les mollusques fossiles qu'à l'état de moules. La coquille elle-même a été détruite en totalité.

L'on n'en peut posséder alors que l'empreinte, que le moule; il est d'autant plus parfait que la pâte encaissante a été plus homogène et plus fine (vases calcaires de Solenhofen); on peut remplir ces moules en y coulant des substances appropriées, cire, plâtre, et, en dissolvant la roche au moyen d'acides faibles, l'on obtient des êtres fossiles une <u>restauration</u> des plus remarquables (Munier-Chalmas, Renault).

Il ne s'est agi jusqu'à présent que du corps des êtres vivants, conservé lui-même, soit en entier, soit en partie, soit simplement à l'état d'empreinte. Il est très fréquent aussi que nous ne possédions de ces êtres que des traces indirectes; ce sont les galeries creusées dans les roches par des Pholades et autres animaux lithophages, les canaux

creusés dans les roches ou les coquilles, par le thalle de Lichens, de Champignons ou d'Algues, les galeries creusées dans la vase ou le sable, et parfois remplies par les déjections que les animaux laissent après eux ; ce sont même encore des traces de Vers, d'Insectes ou de divers animaux rampants, à la surface d'un sol plus ou moins mou, des empreintes de pas d'Oiseaux ou de grands Vertébrés aériens. Ces empreintes ont été, dans certains cas, interprétées d'une manière peu prudente et peuvent être une source de réelles difficultés pour les paléontologistes.

Roches de nature organique. – Certaines roches sont formées en majorité ou même en presque totalité de débris organiques. Telles sont la craie, formée surtout de fragments de Foraminifères calcaires et de débris de différents animaux avec des Algues Diatomées ; le tripoli, formé de squelettes siliceux de Diatomées, constituant par leur ensemble une roche pulvérulente, très friable (randannite). Telles sont encore la tourbe, le lignite, la houille, l'anthracite, toutes formées de débris végétaux. A ce titre elles méritent de fixer notre attention.

La tourbe est formée par la base de végétaux vivants (Mousses et, en particulier, Sphagnum) se décomposant sur place dans un milieu très-humide, à l'abri de l'oxygène de l'air qui est complètement absorbé par la végétation superficielle. La tourbe englobe des racines, des feuilles, le bois, les cônes des Conifères, des plantes diverses : Eriophorum, Carex, etc., des squelettes de petits animaux.

Les tourbières se forment sous les climats tempérés-froids, mais non sous les climats très froids. En Europe,

elles abondent en Irlande, dans la Suède moyenne et méridionale, le Danemarck, l'Allemagne du Nord. Elles envahissent peu à peu les lacs des Vosges (lac de Lispach, etc.), occupent une place importante dans la vallée de la Somme.

La végétation s'élève peu à peu au-dessus du niveau normal des eaux, la tourbière se boursoufle par suite de l'accroissement constant de la végétation des mousses (Hochmoor des Allemands).

Le lignite est un charbon terreux formé de débris végétaux de toute sorte, en particulier de débris de rameaux dont les éléments anatomiques sont souvent bien conservés. Le jais est un bois fossile dont les éléments anatomiques sont parfaitement pénétrés par une substance amorphe.

La houille et l'anthracite ont un aspect variable suivant leur composition. Le traitement par des réactifs oxydants, puis par l'alcool (von Gümbel, 1883) permettent de distinguer dans la houille divers éléments anatomiques et tissus végétaux, cuticules, épidermes, vaisseaux, sporanges avec spores, grains de pollen, Algues d'eau douce, etc.

L'importance de la houille au point de vue botanique justifie quelques développements.

Formation de la houille. – La houille est composée de Carbone avec Hydrogène et Oxygène. Elle résulte de la transformation de matières végétales accumulées et agglutinées par des résidus qui ont perdu toute trace d'organisation et sont devenus insolubles. Elle est entièrement formée de débris végétaux accumulés à l'

abri de l'action oxydante de l'air. Les observations sur le terrain, dans les exploitations à ciel ouvert de Commentry, par M. Fayol, les études anatomiques de M. Renault, les analyses chimiques de M. von Gümbel concordent sur ce point.

L'origine de la houille est, au moins en général, très différente de celle de la tourbe. Tandis que l'air et la lumière sont nécessaires au tapis végétal qui alimente la tourbière par sa face inférieure, la houille est formée tout entière à l'abri de l'oxygène de l'air.

Elle est formée de débris posés à plat, en équilibre stable, comme tombés dans l'eau, peu usés et peu brisés. Ce sont des fragments de troncs, d'écorces, de tiges et de rameaux, de feuilles, tantôt en mélange, tantôt groupés en couches homogènes. Ce sont presque tous des végétaux aériens qui ont subi une macération plus ou moins longue et diverses fermentations sous l'action de Bactéries qu'on retrouve fossilisées dans les tissus transformés; les Bactéries ont respecté surtout les cuticules qui sont parfois accumulées en masse et forment des couches de houille d'une composition très homogène (Renault, Revue générale des Sciences, VII, 1896, p. 804-813).

Les Bog-heads sont des houilles d'une pureté exceptionnelle formées par l'accumulation d'Algues microscopiques ayant vécu à la manière de nos fleurs d'eau, à la surface des eaux douces tranquilles.

M. Fayol a démontré que les dépôts ont été apportés dans des lacs tranquilles par des eaux torrentielles; ce sont des dépôts de deltas submergés. Grâce aux

observations de ce savant, on reconnaît que la houille s'est formée comme se forment aujourd'hui les dépôts organiques des deltas et sans qu'il soit besoin d'invoquer pour cela des durées énormes.

On trouve cependant des racines, des rhizomes (Stigmaria), des bases de troncs en place, dans les schistes encaissant les couches de houille ou dans les grès houillers; dans les couches de houille, il est très rare de trouver un tronc debout au milieu de milliers de troncs couchés, dans les accumulations les plus puissantes. L'observation explique ce cas exceptionnel. Des arbres détachés avec leurs racines et transportés par l'eau peuvent flotter pendant longtemps sans être renversés, former des îles flottantes, comme on en voit sur le cours du Nil, sur le cours inférieur du Mississipi. En 1890, lors de la grande crue de l'Ardèche, on a vu des groupes d'Aulnes arrachés des rives, transportés ainsi sur plusieurs kilomètres de distance. La submersion est lente et si le courant est assez faible, les racines entourées de terre maintiennent la tige verticale, au moins jusqu'à lavage complet. Les cailloux et les éléments grossiers peuvent même se déposer autour des arbres ainsi posés et les maintenir dans cette situation.

D'autres phénomènes ont pu, du reste, concourir ailleurs à la formation des dépôts de houille.

La pression paraît avoir joué un rôle secondaire dans la formation de la houille; elle n'a fait que diminuer le volume des débris, dans des proportions très variables du reste.

Nomenclature. Utilisation des documents. – Pour l'archéologue, tout document relatif au passé a sa valeur; le moindre fragment de métal ou de poterie fourni par les sépultures primitives de la Grèce a pour lui son importance; il attache de l'intérêt à la moindre inscription, au moindre parchemin du Moyen-âge. Ainsi fait le géologue pour un fossile, quel qu'il soit. Peut-être demeurera-t-il toujours indéterminable, mais tel qu'il est, il fournit des renseignements qui peuvent être précieux. Qu'il s'appelle Oldhamia, Bilobites, Gyrolites, Vexillum, Cancellophycus, il suffira peut-être à caractériser certaine couche, certain faciès; il aura donc une valeur géologique réelle, sa véritable nature demeurât-elle toujours problématique. L'historien ne peut utiliser un document de cette sorte, parce que l'historien, qu'il s'agisse de l'histoire de nos sociétés ou de l'histoire du monde, ne peut s'appuyer que sur des documents positifs, sous peine de s'exposer à commettre de graves erreurs.

Or, les végétaux fossiles se présentent le plus souvent à nous à l'état de débris très incomplets, de fragments de tiges, rameaux, feuilles, inflorescences, fleurs, fruits ou graines, de racines, parfois séparés les uns des autres, ou mélangés au hasard des courants qui les ont transportés, rapprochés suivant l'ordre de leur volume et de leur densité relative, plutôt que d'après leur origine. Le géologue, qui ne doit négliger aucun renseignement, nomme le moindre objet, la moindre empreinte et les classe suivant les probabilités plus ou moins grandes ou d'après les hypothèses qui lui semblent

les plus vraisemblables. Il en résulte que le classement des fossiles végétaux est souvent tout empirique. Les caractères faisant défaut, le géologue doit renoncer à les subordonner, en attendant que d'heureuses découvertes l'éclairent et lui permettent une attribution plus certaine.

Lorsque certains caractères ont paru suffisants pour autoriser, en attendant mieux, un rapprochement des restes fossiles avec un genre vivant, on les désigne souvent par le nom de ce genre modifié par la terminaison *opsis* ou *ites* : *Phycopsis*, *Isoetopsis*, *Nageiopsis*, *Danaeopsis*, *Cephalotaxopsis*, *Chondrites*, *Equisetites*, *Pinites*, *Yuccites*, *Dracaeneites*, *Phœnicites*, *Poacites*, *Alismacites*. Ce système n'est pas sans inconvénients, lorsque le rapprochement admis au début n'est pas confirmé par les découvertes ultérieures comme il arrive pour les *Yuccites* et les *Dracaenites* qui ne sont pas des Liliacées mais des Gymnospermes (Cordaitées).

Dans la plupart des cas, il a fallu désigner par des noms de signification provisoire des organes ou des parties d'organes d'après les apparences qui font soupçonner ou semblent autoriser les rapprochements les plus légitimes : *Cordaixylon*, *Araucarioxylon*, *Palmoxylon*, *Acacioxylon* (bois et tiges) ; *Rhizocaulon*, *Rhizomopteris*, *Caulopteris* (rhizomes et tiges) ; *Cordaicladus* (rameaux) ; *Sigillariophyllum*, *Ginkophyllum*, *Celastrophyllum* (feuilles) ; *Cycadospadix*, *Cycadocarpidium*, *Cordaianthus*, *Sigillariostrobus*, *Calamostachys*, *Androstrobus* (fleurs ou épis reproducteurs) ; *Cordaicarpus*, *Cycadeospermum*, *Cycadinocarpus*, *Samaropsis* (fruits ou graines).

Les fossiles portent alors un nom double, une désignation binominale conformément à l'usage établi par Linné; mais ces noms ne représentent pas nécessairement des espèces et des genres; ils perdent souvent toute leur valeur grâce à une connaissance plus complète des objets qui autorise le groupement d'un certain nombre d'entre eux sous un même type générique, comme c'est le cas pour *Cordaianthus*, *Cordaicarpus*, *Cordaixylon*, *Cordaicladus*, *Artisia*, *Yuccites*, *Dracaenites* et *Samaropsis* qui tous se rapportent aux *Cordaites*. Parfois la nature des objets a été tout d'abord complètement problématique et le nom n'a eu aucune signification spéciale : *Psaronius*, *Artisia*.

En dépit des noms nouveaux que la nécessité impose aux paléobotanistes, la nomenclature tend, en somme, à se simplifier sans cesse par le raccordement de données fragmentaires.

La nécessité d'une critique rigoureuse dans l'utilisation des documents paléobotaniques est la conséquence :
1° du mauvais état de la plupart des fossiles végétaux;
2° de l'insuffisance de nos connaissances relativement à la statistique floristique de n'importe quelle époque antérieure à la nôtre.

1° *Mauvais état des végétaux fossiles*. – Il résulte de ce qui précède qu'à de rares exceptions près (Algues Diatomées, Siphonées calcaires, Corallinées, végétaux à structure conservée par pénétration de silice ou substitution, végétaux englobés dans l'ambre), les restes végétaux fossiles se réduisent à des fragments isolés dont le raccordement est souvent très difficile. Lorsqu'il s'agit de reconstituer l'histoire du monde végétal, nous ne

pouvons pourtant tirer parti que des végétaux dont la détermination est certaine. Tout document mal interprété peut être le point de départ d'erreurs graves qui mèneraient aux conclusions les plus fausses. Une erreur d'interprétation relativement aux feuilles de Cordaites a fait admettre pendant longtemps l'existence de plantes Monocotylédones (Yuccites, Dracaenites) dès la période paléozoique. Or les fossiles dont la détermination et l'interprétation sont certaines sont peu nombreux comparativement à la masse des fossiles encore inutilisables pour nous.

On pourrait croire que les difficultés de cette sorte diminuent à mesure qu'il s'agit de fossiles appartenant à des dépôts plus récents et à des groupes plus largement représentés autour de nous dans la nature actuelle. Mais qu'il s'agisse de végétaux Gymnospermes ou Angiospermes, les restes que nous livrent les dépôts les plus récents sont à peu près toujours très fragmentés. Ce sont des feuilles ou même des fragments de feuilles ou de rameaux, des inflorescences, des boutons ou des fleurs isolés, des fruits ou des graines, n'ayant laissé le plus souvent sur la roche que des empreintes plus ou moins nettes.

Le nombre de ces végétaux est énorme et leur détermination par les feuilles est d'autant plus difficile que le polymorphisme foliaire est très grand dans certaines séries de plantes, comme chez les Hedera, Fraxinus, Syringa, Quercus, Rhamnus, Ficus et Broussonetia (sans compter le dimorphisme foliaire normal, tel qu'on le constate chez les Eucalyptus, Pinus, Juniperus, etc.), ou que la structure de la feuille est moins variée comme

chez un grand nombre de Conifères (type _Abies_, type _Cupressus_). Dans le but d'aider à la détermination des feuilles fossiles des Dicotylédones en particulier, on a cherché à préciser les rapports qui existent entre la nervation et le contour du limbe foliaire (Ettingshausen, Schenk, Fliche.).

2°. _Insuffisance de la statistique paléofloristique_.

Lorsqu'il s'agit des flores quaternaires et tertiaires et, à plus forte raison, ce semble, des flores mésozoïques et paléozoïques, les débris qui nous sont parvenus, si parfaitement déterminés qu'on les suppose, nous donnent des renseignements très incomplets sur la composition de la flore à l'époque du dépôt. Il est certain, en effet, qu'une faible partie seulement des végétaux vivant dans les différents pays qui nous ont fourni des restes de fossiles végétaux pléistocènes et tertiaires ont été fossilisés.

L'étude synthétique des travaux publiés sur les Angiospermes fossiles montre, tout de suite, que la très grande majorité des renseignements que nous pouvons considérer comme certains sont relatifs à des ordres ou familles où dominent les formes arborescentes ou du moins ligneuses et, dans l'un quelconque de ces groupes, à des genres ou espèces arborescents ou ligneux. Ce sont surtout des Amentinées, Urticinées (Ulmacées, Moracées), des Polycarpiques (Lauracées, Magnoliacées), des Columnifères, Térébenthinées, Esculinées, Frangulinées, Umbelliflores (Araliacées, Cornacées), Myrtiflores, Thymélinées, Rosiflores, Légumineuses, Ericinées, Ebéninées, Ligustrinées (Olea-

cées, Loganiacées) et des Rubiinées (Caprifoliacées). Les familles où dominent les plantes aquatiques viennent immédiatement après.

Nous possédons, au contraire, bien peu de renseignements certains sur le passé des Liliiflores, des Orchidées, des Graminées herbacées, des Crucifères, Papavéracées, Géraniacées, Ombellifères, Saxifragacées, Lythracées, Primulacées, et de presque toutes les familles dont la majorité des représentants actuels sur l'hémisphère boréal, sont herbacés.

Il ne faut pas conclure de cette indigence ou de l'absence de renseignements sur des familles qui occupent une grande place dans la végétation actuelle des pays tempérés, que ces familles n'étaient pas représentées au voisinage des dépôts au moment où ils ont été effectués.

Dans l'espoir de m'éclairer sur ce point, j'ai fait une série d'observations à la suite de crues exceptionnelles de l'Ardèche, en 1890, de l'Aude en 1891, du Lez près Montpellier en 1892 et 1896. Ce n'est pas le lieu d'en donner le détail; je me contente d'en indiquer brièvement les résultats essentiels.

Une crue exceptionnelle, estivale, d'une rivière méditerranéenne (le Lez) enlève à la zone alluviale qu'elle inonde, une énorme quantité de débris de densité faible et de grande surface relative qui flottent, sans être submergés, sont portés jusqu'à la mer où ils sont en partie rejetés sur les plages, ou bien arrêtés par les arbres des rives ou déposés <u>à la surface</u> des sables ou des limons, sans être jamais enfouis. Ce sont des feuilles et des fragments de tiges d'<u>Arundo Donax</u>, d'<u>A. Phragmites</u>, des tiges de Graminées plus ou moins garnies de feuilles (<u>Brachypodium ramosum</u>, <u>Milium</u>), des tiges d'<u>Equisetum</u>

arvense et Telmateia, des quantités de fragments de rameaux morts des arbres des rives (Frênes, Aunes, Peupliers, Chênes), des feuilles de Platane, des inflorescences de Graminées (Dactylis, Kaleria, Holcus, Briza) et quelques autres inflorescences sèches (Eryngium, Alnus, Clematis), des cupules et des glands vides de Chênes, des rameaux secs portant des cônes de Pins d'Alep, etc. Ces débris, où dominent les fragments de rameaux secs et les restes de Graminées, n'étant pas soustraits à l'action de l'air, ne sauraient être fossilisés; ils sont détruits lentement par les agents atmosphériques.

Un volume de 300 dm^c d'un sable grossier assez homogène (les éléments variant entre 2 mm. et 1 cm. de diamètre au maximum) déposé en dehors de l'axe du courant, dans un bassin latéral d'où les eaux ont disparu par voie d'évaporation (Aude, en aval de Quillan) ne m'a fourni qu'un bulbe de Ranunculus bulbosus portant encore deux racines et les feuilles non développées, abritées par les pétioles des feuilles arrachées, et une jeune feuille de Nymphaea alba encore fixée à son rhizome enfoui en amont. Dans ce sol aéré la fossilisation ne serait pas possible.

Un volume égal d'un limon très fin, déposé à peu près dans les mêmes conditions topographiques et desséché par évaporation, en aval du village de la Souche (vallée du Lignon, bassin de l'Ardèche) lavé dans un tamis à mailles de 2 mm. environ, m'a livré 13 feuilles de Hêtre, 2 feuilles d'Aulne (Alnus glutinosa), une feuille d'Amelanchier vulgaris, la moitié inférieure d'une feuille de Châtaignier, réduite à peu près à ses nervures. Les

moyens dont je disposais me donnent la certitude que bien des débris de petite taille m'ont échappé. Quoi qu'il en soit, ces quelques débris donnent une idée inexacte de la végétation du pays environnant. On est, en effet, à la Souche dans un pays de roches primitives, siliceuses, couvert de Chataîgniers qu'accompagne le cortège habituel des végétaux qui lui sont associés dans nos basses Cévennes siliceuses :

Sarothamnus scoparius	Teucrium Scorodonia
Calluna vulgaris	Campanula rotundifolia
Erica cinerea	Digitalis purpurea
Thymus Serpyllum	Rumex Acetosella, etc.

De plus, si l'Aulne, l'Amelanchier et le Chataîgnier ont pu être fournis par la végétation la plus voisine, les feuilles de Hêtre ont été nécessairement transportées d'amont ou du Tanargue qui domine directement la rive droite du Lignon au voisinage de la Souche.

Si nous rapprochons ces résultats de tout ce que nous savons sur les dépôts pleistocènes et tertiaires, nous pouvons, ce nous semble, conclure qu'alors comme aujourd'hui, les feuilles des végétaux ligneux, facilement détachées de la tige et en partie normalement caduques, étaient naturellement entraînées en grand nombre par les eaux courantes qui les déposaient avec les limons après les crues ; des débris de végétaux aquatiques leur étaient associés, soit qu'ils aient été transportés, soit qu'ils aient été recouverts sur place. Les plantes herbacées, ou bien n'étaient pas arrachées, ou bien leurs débris flottaient avec tous les débris de densité faible jusqu'au moment où ils s'arrêtaient, à découvert, lors de la baisse des

eaux, pour être détruits peu à peu par les agents atmosphériques.

Nous avons d'ailleurs sur cette question des témoignages concordants obtenus par une autre méthode. Les botanistes suédois ont étudié avec le plus grand soin les transformations de la flore scandinave depuis les débuts de la période pléistocène; ils n'ont négligé aucun renseignement et ont apporté beaucoup de sagacité à la restauration de cette flore. M. Gunnar Andersson a synthétisé leurs travaux (1896). Sur 1325 végétaux qui composent la flore phanérogamique actuelle de la Suède, 200, soit 15 p.%, ont été trouvés d'une manière à peu près certaine dans les dépôts pléistocènes; mais il est particulièrement intéressant de voir comment se répartissent ces 200 espèces fossiles. Elles comprennent 63 p.% des arbres et 50 p.% des arbustes vivant aujourd'hui dans le pays. Les espèces herbacées actuelles, de beaucoup les plus nombreuses, sont à peine représentées dans les dépôts pléistocènes et, parmi celles qui le sont, on ne compte guère que des espèces aquatiques. Ce témoignage est démonstratif.

Il paraît donc certain que nous n'avons qu'une connaissance très imparfaite de la composition des flores tertiaires et pléistocène, que nous n'en connaissons qu'une catégorie de plantes appartenant surtout à deux formes biologiques, les arbres et les végétaux aquatiques submergés.

Nous plaçant à un autre point de vue, nous devons nous demander dans quelle mesure on peut généraliser les faits révélés par un dépôt ou par un petit nombre de dépôts contemporains, pour les étendre à une région étendue. Il semble qu'on doive s'avancer dans cette voie avec plus de

réserve qu'on ne le fait parfois.

C'est un fait bien connu que les plantes ligneuses ont une aire d'extension moins grande que les espèces herbacées; les arbres surtout ont une aire très limitée. A. de Candolle (Géogr. bot. rais., I, p. 257) l'a établi pour une série de 76 familles choisies parmi celles qui se composent presque entièrement d'espèces ligneuses. Dans l'ensemble de ces 76 familles, la proportion des espèces communes à plus de deux régions qui peuvent être considérées comme distinctes est de 1,9 p.% seulement. Pour 39 d'entre elles, il n'existe aucune espèce commune à deux régions; pour 6 autres la proportion est inférieure à 1 p.%.

R. Brown ne cite qu'un seul végétal ligneux commun à la Nouvelle-Hollande et à l'Europe, encore est-ce une espèce halophile (Atriplex Halimus). A. Cunningham cite 182 espèces ligneuses de la Nouvelle-Zélande, dont 74 arbres. Il ne s'y trouve que deux espèces communes avec l'Europe; ce sont aussi deux espèces halophiles (Suaeda fruticosa, Chenopodina maritima). E. Meyer ne signale non plus que 3 espèces ligneuses du Cap qui soient communes avec l'Europe; toutes trois sont halophiles (Suaeda fruticosa, Salicornia fruticosa, Atriplex Halimus). Même dans notre hémisphère boréal, bien peu d'arbres sont répandus sur l'ensemble d'une région étendue. Les végétaux ligneux ont donc une aire moyenne d'extension très limitée et la végétation ligneuse d'une localité ne peut nous renseigner exactement sur l'ensemble de la végétation d'un continent ou d'un territoire étendu.

Par contre, les espèces qui occupent l'aire la plus

grande sont les espèces aquatiques. La Laponie (Linné l'avait fait remarquer déjà) n'a d'autres espèces communes avec les pays tropicaux que les espèces aquatiques.

Nous ne connaissons donc guère à l'état fossile, des époques récentes, que des végétaux à aire particulièrement limitée (végétaux ligneux) et des plantes à aires trop étendues (aquatiques) pour que nous en puissions déduire la caractéristique de la végétation d'un pays.

Les espèces herbacées, vivaces ou annuelles, occupent en général des aires beaucoup plus étendues que les arbres; ce sont elles qui caractérisent le mieux la végétation actuelle des pays tempérés; or les dépôts fossiles, même les plus récents, ne nous en ont à peu près rien gardé. Il faut donc admettre que les renseignements que nous possédons, même sur les périodes récentes, ne suffisent pas pour nous représenter la végétation complète d'une seule localité; à plus forte raison d'une région. Ils ont une valeur topographique, mais non géographique.

M. L. Laurent (Flore des calcaires de Célas, 1899) a donné un bon exemple en cherchant à reconstituer la topographie des stations dont il a étudié la flore. C'est par une analyse d'autant plus attentive qu'elle est plus difficile qu'on parviendra peut-être à restaurer définitivement la flore et peut-être même la végétation des périodes géologiques les moins anciennes.

Il faut encore faire remarquer que nous ne connaissons de certaines périodes que des dépôts marins, souvent même que des dépôts de mers profondes, où la vie végétale était impossible. Ils offrent peu d'intérêt au paléobotaniste

qui se trouve ainsi privé de renseignements sur des séries très étendues. Certains étages nous ont laissé des dépôts terrestres synchroniques des dépôts marins et présentent deux faciès correspondant à la nature différente de ces dépôts. C'est à l'étude de ces dépôts terrestres que la paléobotanique doit ses plus nombreuses découvertes.

Dans l'étude dont nous allons aborder le détail, nous espérons ne pas nous départir de la méthode critique que nous venons d'exposer et nous utiliserons les documents fossiles avec autant de rigueur que s'il s'agissait de végétaux vivants.

Nous suivons, dans l'examen des différents groupes, un ordre déterminé par la différenciation des formes ; nous procédons du simple au complexe. En agissant ainsi, nous n'entendons pas formuler une opinion relativement à la filiation et à la descendance des formes. Pour le moment, qu'on veuille bien considérer cette marche comme étant simplement la plus commode ; nous verrons plus tard, en finissant, à quelles conclusions nous conduit cette étude.

Chapitre II.

Thallophytes.

Sommaire. – Les Thallophytes. Algues Myxophycées; Bactériacées, Nostocacées. – Chlorophycées; Conjuguées: Diatomacées, Desmidiacées; Volvocinées ou Protococcoidées; Confervoidées; Siphonées: Codiacées, Caulerpacées, Dasycladacées. – Phaeophycées: Fucacées. – Rhodophycées: Corallinacées. – Algues diverses. – Algues et Champignons perforants. – Champignons; Myxomycètes. – Phycomycètes: Chytridiacées, Mucoracées, Péronosporacées. – Urédinées. – Basidiomycètes. – Ascomycètes. – Lichens. – Conclusions.

Il est impossible de résumer en quelques lignes les caractères des Thallophytes. Leur appareil végétatif ne présente pas de différenciation en organes susceptibles d'être définis par leur structure anatomique; mais il offre des adaptations biologiques extrêmement variées. Dans aucun cas, il ne s'y trouve de vaisseaux conducteurs, trachéides ou autres.

Les phénomènes de la reproduction et les appareils reproducteurs y sont aussi extrêmement variés.

On s'est parfois bercé de l'espoir d'établir la filiation et la généalogie des Thallophytes et de chacun des deux groupes qui forment cet embranchement, en s'appuyant sur la connaissance des formes actuellement vivantes. Ces efforts n'ont pas abouti. – Nous parle-

rons plus loin des Characées. La structure de leurs organes reproducteurs ne permet pas de ranger cette famille parmi les Thallophytes.

<u>Algues</u>. – Thallophytes habituellement pourvus de chlorophylle, rarement parasites (sans chlorophylle), vivant le plus souvent dans l'eau, dans les eaux douces ou salées, froides, tempérées ou chaudes, à vie rarement aérienne.

Appareil végétatif et conditions de vie très variés. Reproduction encore plus variée.

Groupe extrêmement nombreux, représenté sous tous les climats à la condition qu'il y ait de l'eau ou une humidité constante, fût-elle très localisée (sources des régions désertiques, etc.). La plupart des groupes sont représentés à la fois dans les eaux douces et dans les eaux salées; ceux-là même ont au moins quelques représentants dans les eaux douces (Floridées, Phæophycées).

<u>Les Algues dans le passé</u>. – On pourrait s'attendre à rencontrer beaucoup d'Algues fossiles dans tous les terrains et à toutes les époques de l'histoire de la Terre, à en juger par le grand nombre de ces plantes qui vivent de nos jours dans toutes les régions du monde; mais leur structure est telle, leur décomposition habituellement si rapide et si complète qu'il ne faut pas s'étonner qu'elles soient, au contraire, assez rares.

Quelques groupes d'Algues ont pourtant offert à la fossilisation des conditions particulièrement favorables, grâce à la minéralisation de leurs membranes; telles sont les Diatomacées dont les membranes sont pénétrées de silice à tel point que, mortes, elles laissent un squelette

qui garde exactement le volume et les détails les plus délicats du relief de la membrane vivante ; telles sont encore les Floridées de la famille des Corallinacées, les Siphonées dites calcaires, les unes et les autres pénétrées de carbonate de chaux dans toutes les parties de leur appareil végétatif, si bien que fossilisées, elles gardent parfaitement les formes qu'elles avaient durant leur vie.

D'autres Algues ont dû leur conservation à des circonstances très particulières ; elles ont été enrobées par de la silice amorphe, où on les trouve au milieu des tissus ou des restes d'autres végétaux avec lesquels elles se décomposaient ou dont elles opéraient la décomposition. (Bactériacées).

Nous passerons en revue les différentes classes d'Algues.

<u>Myxophycées</u> ou <u>Cyanophycées</u>. – Algues chez lesquelles la chlorophylle est habituellement associée à une substance bleue, la phycocyanine, soluble lorsque le protoplasme qui la renferme est mort ; parfois incolores et, dans ce cas, parasites (Bactériacées). Structure de la cellule très simple ; différenciation anatomique très faible. Pas de reproduction sexuée. Multiplication végétative et reproduction par kystes ou par spores durables. Plusieurs familles : Bactériacées, Chroococcacées, Chamaesiphonées, Nostocacées.

Famille des <u>Bactériacées</u>. – M. Van Tieghem a, le premier, attiré l'attention sur les Bactéries fossiles ; il a cru reconnaître le <u>Bacillus Amylobacter</u>, l'agent le plus ordinaire de la fermentation anaérobie des substances végétales et en particulier des celluloses, dans des débris houillers de Saint-Étienne (C.R. Ac. Sc. Paris, 1879).

Depuis, M. Renault a fait des Bactéries de la houille

une étude de plus en plus approfondie qu'il a étendue successivement aux divers combustibles d'origine végétale, y compris la tourbe. Il a reconstitué l'existence des Bactéries dans tous les débris organiques, animaux ou végétaux, dès les temps les plus reculés. S'il n'est pas possible de les assimiler spécifiquement aux formes que nous connaissons vivantes aujourd'hui (on sait combien est délicate et souvent spécieuse la distinction d'espèces dans ce groupe), du moins leurs formes, leurs spores, leur action chimique que l'étude des fossiles à structure conservée permet de suivre dans tous ses détails, autorisent le rapprochement générique des Bactéries fossiles les plus anciennes avec les formes actuelles.

Ce sont des Micrococcus (M. Carbo, M. petrolei, M. Guignardi, M. hymenophagus), des Bacillus, des Streptococcus, des Streptothrix, et des Cladothrix. Les unes ont détruit les lamelles cellulaires moyennes et dissocié les tissus; d'autres ont décomposé les couches cellulosiques pariétales, de manière à niveler

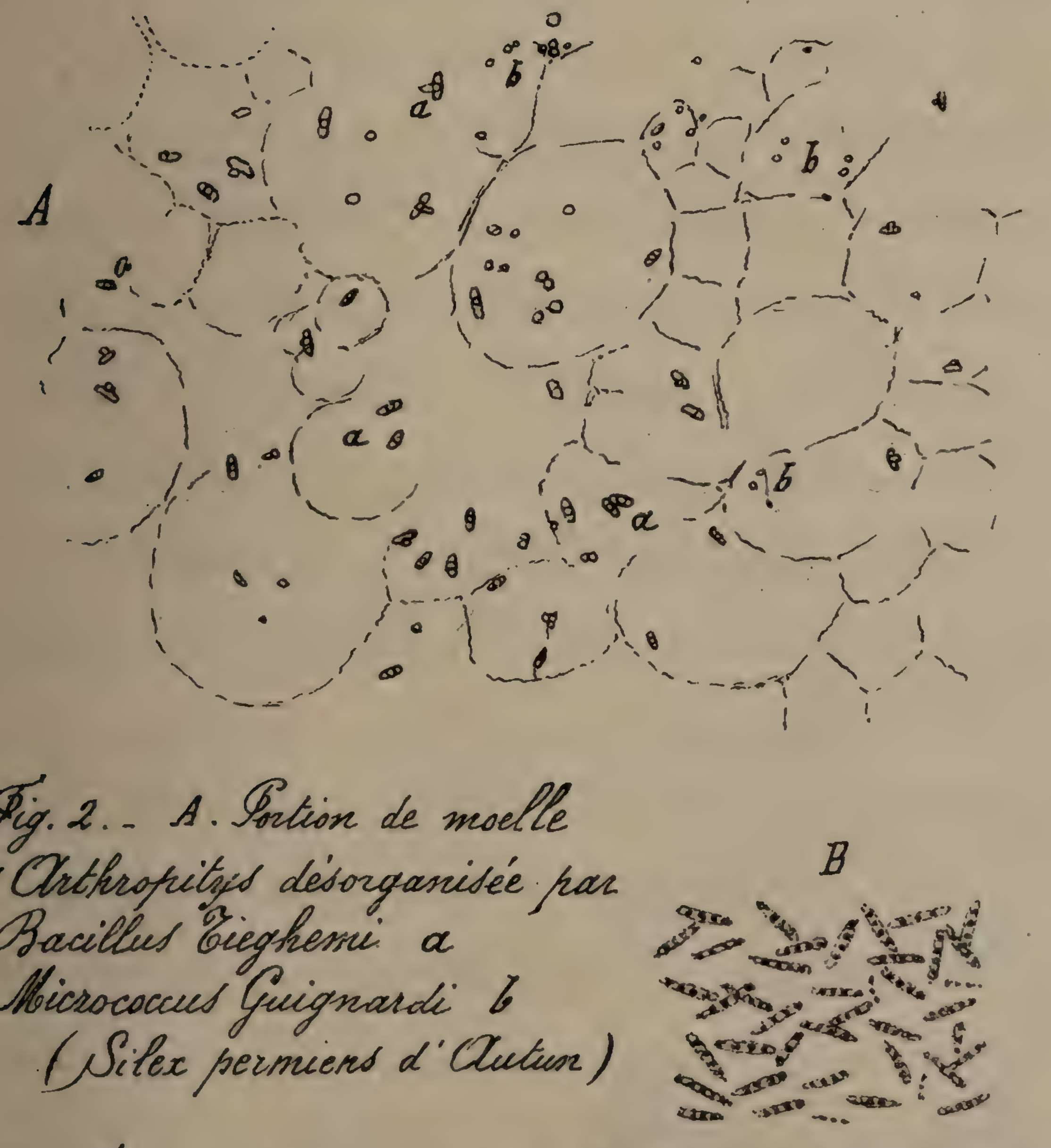


Fig. 2. - A. Portion de moelle d'Arthropitys désorganisée par Bacillus Tieghemi a Micrococcus Guignardi b (Silex permiens d'Autun)

B. Fragment de rognon siliceux ne présentant plus que des traces d'organisation bourré de Bacillus vorax. (Culm d'Autun)

d'après Renault.

les détails d'ornementation, à faire disparaître les ornements en relief des membranes, ponctuations, etc. On les trouve souvent réunies en zooglées.

Les Bactéries paraissent avoir joué un rôle très important dans la transformation des végétaux en combustible.

Famille des Nostocacées. — O. Heer a signalé dans les dépôts de Suisse un Nostoc protogaeum qui rappelle bien Nostoc commune Vaucher si répandu de nos jours; mais cette attribution demeure douteuse. Par contre, il ne paraît pas y avoir d'incertitude au sujet d'un Rivularia signalé par Bleicher dans les calcaires lacustres miocènes du Portugal.

Chlorophycées. — Algues chez lesquelles la chlorophylle n'est pas d'ordinaire associée à une substance colorante soluble. Le protoplasme cellulaire est différencié; le thalle, très simple dans les formes inférieures, atteint un haut degré de différenciation morphologique. Multiplication et reproduction asexuée et sexuée présentant les formes les plus diverses. L'ensemble des caractères justifie la réunion aux Chlorophycées de quelques familles ou groupes de moindre importance chez lesquels la chlorophylle est, par exception, unie à une substance brune (Diatomacées, Péridiniens, Hydrurées, Cryptomonadacées).

Groupe extrêmement nombreux représenté dans le monde entier, à la seule condition qu'il y ait de l'eau ou de l'humidité. — Quelques ordres seulement sont connus à l'état fossile. Ce sont :

les Conjuguées, fam. des Diatomacées, des Desmidiacées ;
les Volvocinées ou peut-être les Protococcoidées ;
les Confervoidées, fam. des Confervacées ;
les Siphonées, fam. des Codiacées, des Caulerpacées, des Dasycladacées.

<u>Conjuguées</u>. – Algues chlorophycées filamenteuses ou à thalle dissocié (unicellulaires par dissociation), caractérisées surtout par une reproduction sexuée non différenciée (élém. sexués morphologiquement semblables).

Famille des <u>Diatomacées</u>. – Malgré la coloration brune des chromatophores de ces Algues, la subordination des caractères ne permet pas de les classer ailleurs que parmi les Chlorophycées Conjuguées. Leur membrane cellulaire est intimement pénétrée de silice, ce qui en a permis la conservation parfaite. – Les Diatomacées sont répandues aujourd'hui dans toutes les mers et dans la majorité des eaux douces ou saumâtres jusqu'au sommet des plus hautes montagnes.

On les voit apparaître dans le Lias supérieur du Wurtemberg (Rothpletz, 1896) avec le genre actuel <u>Pyxidicula</u> (f. 3). On les connaît dans différents étages du Crétacé; sont très abondantes à partir du Crétacé supérieur. Leurs squelettes accumulés forment dans certains dépôts tertiaires et pleistocènes des couches de plusieurs mètres d'épaisseur; la ville de Richmond (Virginie) repose sur une couche de Diatomacées de 9 m. d'épaisseur (fig. 3). Dans le New-Jersey, le dépôt miocène d'Atlantic City atteint 100 m. d'épaisseur; de légères assises de sable y sont intercalées aux Diatomacées; c'est probablement un dépôt de mer profonde (on y a reconnu 149 espèces appartenant à 40 genres).

Les Diatomacées forment le tripoli, la randannite, la farine minérale, abondent dans les guanos.

La farine minérale de Degernfors (Laponie) contient 47 espèces dont plusieurs communes avec celles de Santafiora (Italie) et avec les espèces actuelles de l'Océan indien.

Tous les genres de Diatomacées fossiles du Crétacé supé-

rieur sont encore, sans exception, représentés dans la végétation actuelle, sans modification. La proportion des espèces encore vivantes augmente des couches les plus anciennes à l'époque actuelle. Les genres les plus abondants dans le Crétacé supérieur sont : Fragilaria, Gallionella, Coscinodiscus, Triceratium, Amphitetras. Les genres dominants dans les dépôts d'eau douce de France (Ceyssat, Randanne en Auvergne) et de l'Allemagne du Nord (Berlin) sont : Navicula, Pinnularia, Epithemia. Les formes dicoïdes dominent dans les dépôts d'origine marine (Richmond, Virginie).

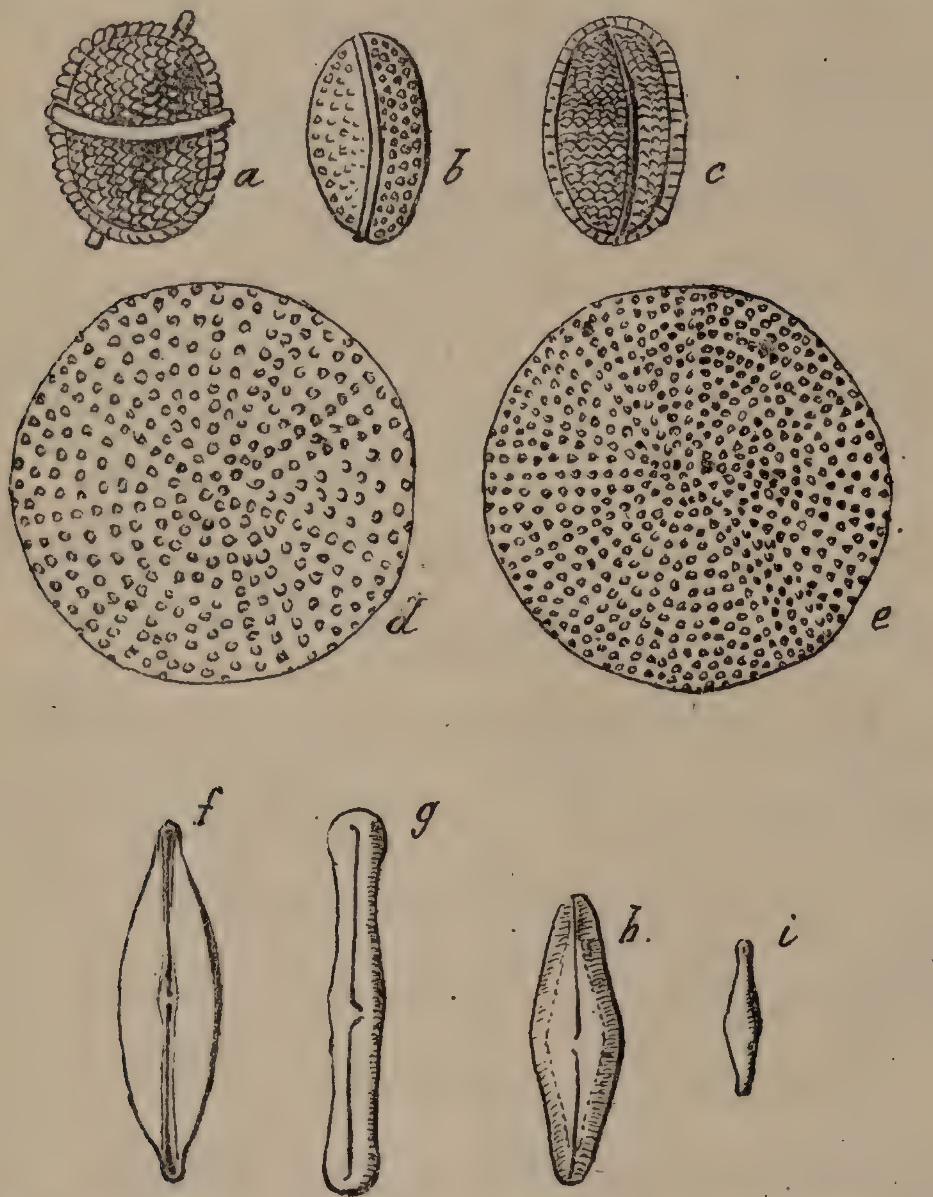


Fig. 3. Diatomées marines du sol de Richmond (Virginie Ét. Un.) ... a, b, c Pyxidicula ; d, e Coscinodiscus.
Diatomées d'eau douce des anciens lacs d'Auvergne .. f, g Navicula ; h Cymbella ; i Synedra d'après Ehrenberg.

Les espèces de Diatomacées d'eau douce ne vivent pas dans la mer et réciproquement ; elles permettent donc, en l'absence de tout autre fossile, de préciser les conditions dans lesquelles un dépôt s'est effectué. Par contre, les espèces de Diatomacées marines comme de Diatomacées d'eau douce ont une aire d'extension très vaste, d'un pôle à l'autre ou des mers

polaires à l'équateur. Elles ont aussi une grande persistance dans le temps.

En résumé, les Diatomacées ne paraissent avoir subi aucune modification depuis le moment où nous les voyons apparaître vers la base des terrains jurassiques.

On a parfois considéré comme un ancêtre des Diatomacées le Bactryllium canaliculatum Heer, du Trias supérieur des Alpes septentrionales. C'est un organisme dont la forme rappelle celle des Diatomacées, mais beaucoup plus grand, qui atteignait jusqu'à 4 m.m. de longueur, et dont la carapace est calcaire. On s'appuie donc uniquement sur une certaine similitude de forme pour proposer un rapprochement qui demeure très contestable.

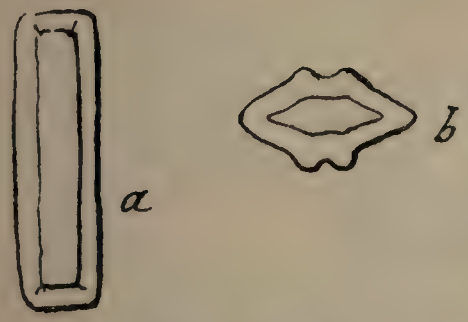


Fig. 4. – Bactryllium Heer
a. – B. Schmidii Heer vu de face
b. – B. striolatum Heer coupé transv.
d'après Heer.

Les Diatomacées ont été parfois fondues et vitrifiées au contact de roches éruptives (Bilin en Bohême); elles forment souvent des couches schisteuses ou papyracées par compression.

On a étudié les Diatomacées fossiles d'au moins 270 dépôts différents. La bibliographie en est très étendue.

Famille des Desmidiacées. – Algues Conjuguées très voisines des Diatomacées; leur membrane, au lieu d'être minéralisée, s'hydrate facilement; la décomposition en est donc très facile et ces Algues se prêtent mal à la fossilisation.

C'est dans le Crétacé supérieur (Turonien d'Angleterre) qu'on voit apparaître les Desmidiacées, avec le genre actuel

Xanthidium (Carruthers, 1889). On a peu d'observations sur ces plantes; les formes qu'on en connaît ça et là sont inséparables des formes actuelles.

Volvocinées ou Protococcoïdées. - On observe parfois à la surface des eaux douces tranquilles (étangs, rivières à écoulement lent), une teinte uniforme et homogène déterminée par des Algues microscopiques développées en énorme quantité. On a donné le nom de fleurs d'eau à ces productions qui ne sont pas très rares dans nos pays tempérés et qui paraissent très fréquentes dans les pays chauds. (Les Algues qui les produisent appartiennent surtout aux Myxophycées).

Or, certains charbons d'une finesse particulière et très recherchés par l'industrie en raison de leur extrême richesse en carbures d'hydrogène, nommés bogheads, sont formés en majeure partie d'Algues qui paraissent avoir vécu sous la forme de fleurs d'eau et qu'on trouve en quantités énormes associées seulement à des microspores, à des grains de pollen la plupart vides.

Les Algues gélatineuses dont MM. Bertrand et Renault (1892 à 1896) ont fait les genres Pila et Reinschia vivaient, les unes et les autres, associées en colonies plus ou moins nombreuses et flottantes, à la manière de nos Volvocacées et des Hydrodictyon et Pediastrum (Protococcoïdées. Hydrodictyacées). Il n'est pas possible de fixer la place des Pila. Après avoir hésité à ranger les Reinschia soit parmi les Protococcoïdées, soit à côté des Volvox, M. Bertrand conclut définitivement en 1896 que ce sont des Volvocinées. Le thalle en était creux, bulliforme, formé d'un grand nombre de cellules réunies en une masse plus ou moins sphérique par une gelée commune. Leur état de conservation est très remarquable. Le

<u>Pila bibractensis</u> appartient au Permien supérieur des environs d'Autun. Le <u>Reinschia australis</u> serait aussi per-

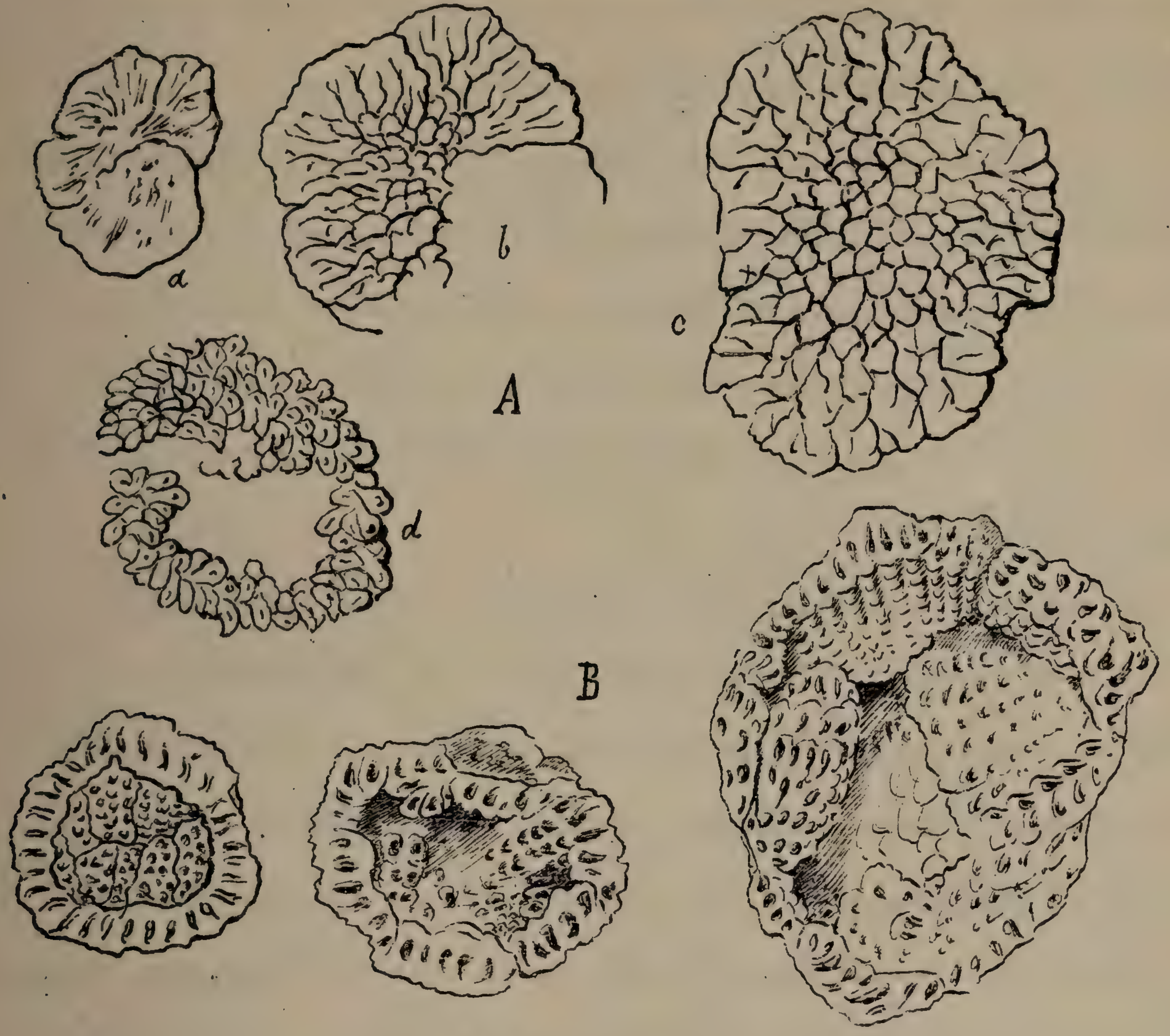


Fig. 5. – A. – Pila bibractensis Bertr. et Renault.
a, b, c, d. – Thalles à divers états.
B. – Reinschia australis Bertr. et Renault.

mien mais plus ancien que le précédent ; c'est dans le permo-carbonifère de la Nouvelle-Galles du Sud qu'il a été découvert.

<u>Confervoïdées</u>. – Chlorophycées ordinairement filamenteuses, ramifiées et multicellulaires. M. Barber (1891) considère les <u>Pachytheca</u> du Silurien et du Dévonien d'Angleterre demeurés longtemps problématiques, comme appartenant définitivement à la famille des <u>Confervacées</u> ; il les compare aux <u>Cladophora</u> pelotonnés tels qu'on les trouve souvent flottant librement dans les eaux sans cesse agitées.

<u>Siphonées</u>. – Chlorophycées à thalle ordinaire-

ment ramifié mais continu, c'est-à-dire sans cloisons intérieures, présentant les formes les plus diverses ; elles atteignent le plus haut degré de différenciation morphologique qui soit atteint par les Chlorophycées.

Famille des Codiacées (incl. Udoteacées) :–

Les Codiacées sont des Algues Siphonées, assez abondantes aujourd'hui dans la Méditerranée et dans les mers chaudes en général. Leur organisation est complexe, bien que leur thalle soit continu, c'est-à-dire sans cloisons internes à l'état végétatif.

On connaît un Halimeda éocène (Flysch préalpin) voisin des Halimeda qui vivent dans la Méditerranée (Fuchs, 1894). Le genre Boueïna, du Néocomien supérieur de Serbie, serait tout voisin du précédent (Steinmann, 1899).

Le Sphaerocodium, du Trias alpin, décrit par M. Rothpletz (1889) est intermédiaire entre les deux genres vivants Codium et Udotea ; il est formé de filaments ramifiés-dichotomes et étroitement entrelacés autour d'un corps solide étranger qui lui sert de support. Des cellules isolées du thalle par une cloison ressemblent aux sporanges des Codium et Udotea.

M. Rothpletz est même disposé à voir une Codiacée dans le Girvanella problematica du Silurien supérieur ; mais ce fossile n'est pas assez bien conservé pour que nous acceptions cette attribution sans faire de réserves.

Le thalle de certaines Codiacées-Udoteacées est en partie calcifié, de telle manière que le thalle semble articulé, comme chez les Dasycladacées dont il va être question ; mais le thalle des Codiacées ne porte pas de rameaux verticillés comme les Dasycladacées ; le thalle y est ramifié irrégulièrement

ou en dichotomie. M. Munier-Chalmas (1879) a rapproché de ces Siphonées à ramification dichotome, des Espera, Penicillus et Rhipocephalus, des fragments très abondants dans certains dépots éocènes où on les avait décrits comme des Foraminifères. En réalité, les Ovulites du calcaire grossier sont des pseudo-articles de Penicillus = (Coralliodendron).

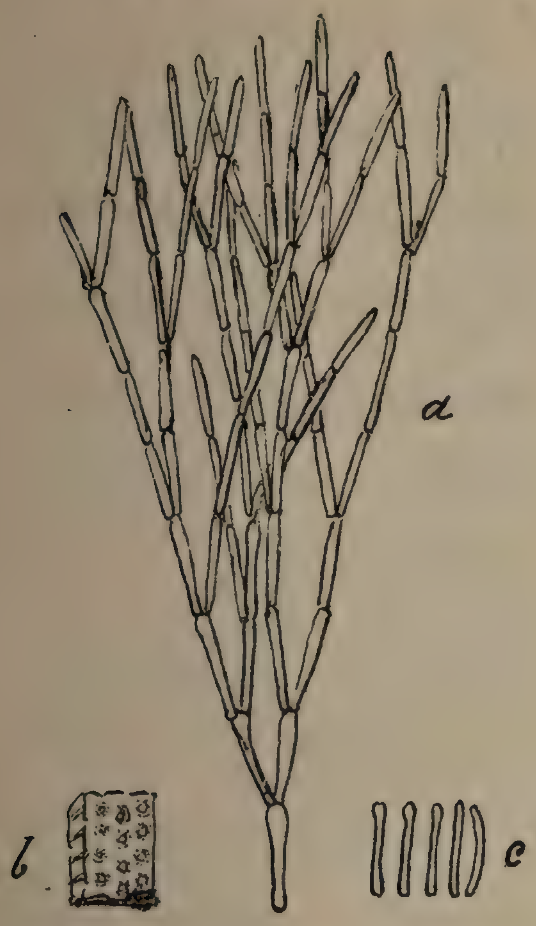


Fig. 6. - Coralliodendron elongatum Munier-Chalmas.
a - un rameau restauré
b - surface extérieure des articles grossie
c - articles isolés.
d'après Munier-Chalmas.

Famille des Caulerpacées. - Ne comprend que le seul genre Caulerpa représenté par un grand nombre d'espèces dans les mers tropicales et chaudes, par une espèce dans la Méditerranée (C. prolifera).

On connaît un Caulerpa dans le Jurassique supérieur d'Angleterre (Murray 1892) et plusieurs espèces éocènes.

Famille des Dasycladacées. - La différenciation morphologique de l'appareil végétatif y est très grande. Les membranes sont incrustées de calcaire, ce qui a permis leur fossilisation, mais la minéralisation des membranes n'est pas générale. Le thalle doit une certaine souplesse à ce que certaines régions ne sont pas calcifiées; le thalle, à ramifications verticillées, semble articulé et la fossilisation a laissé les pseudo-articles séparés les uns des autres. Pendant longtemps, ces articles ont été pris pour des Foraminifères; leur véritable nature a été révélée par M. Munier-Chalmas (1877).

On connaît des Dasycladacées dans les calcaires

siluriens de la Baltique ; ils se montrent, en partie du moins, très voisins de certains groupes actuels (Stolley 1893-1896). Les genres fossiles paraissent d'ailleurs beaucoup plus nombreux que les genres vivants. On les observe dans le Silurien (Palaeoporella, Arthroporella, etc), le Permien (Gyroporella, Diplopora), le Trias (Diplopora, etc.), le Jurassique, le Crétacé (Neomeris, genre actuel.) Elles abondent encore dans le Tertiaire et y sont représentées par plusieurs genres encore vivants (Acicularia, Bornetella, Acetabularia, Cymopolia) qui habitent aujourd'hui les mers très chaudes, à l'exception d'Acetabularia qui s'étend jusqu'à la Méditerranée.

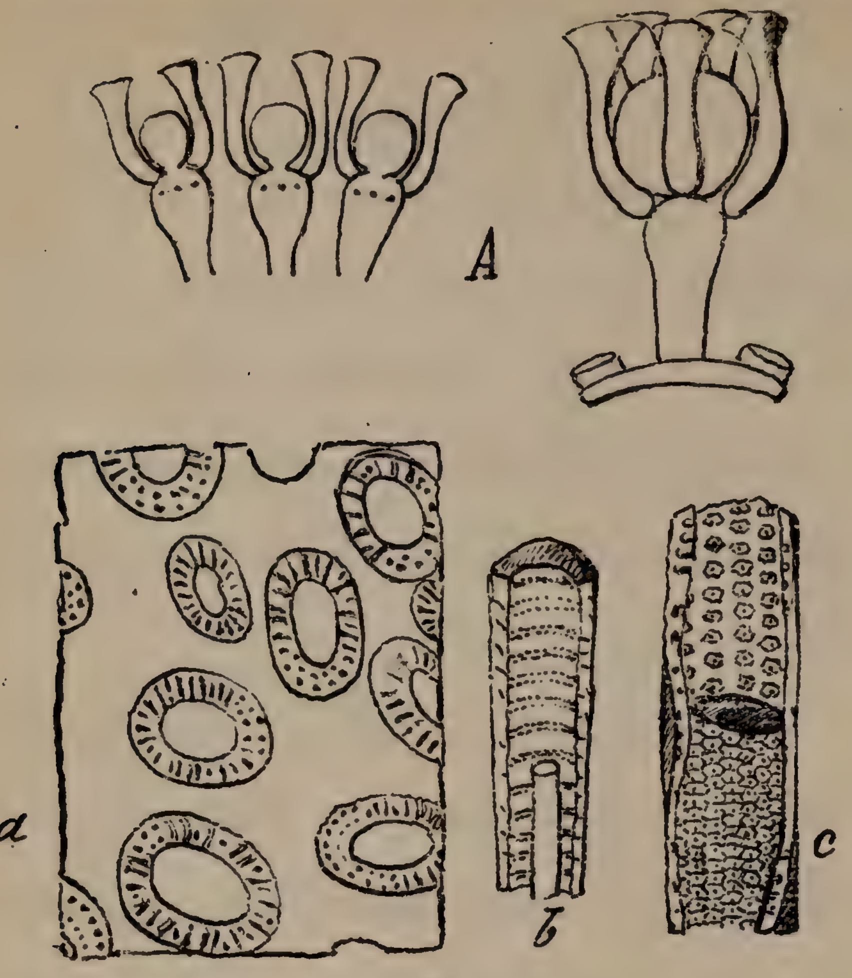


Fig. 7. - A. Polytrypa elongata Munier-Chalmas.
a. - Roche du Keuper avec Diplopora.
b. - Fragment de Diplopora.
c. - Fragment de Gyroporella.

M. Sollas pense que certains Oldhamia du Cambrien seraient les empreintes de Dasycladacées (1900), ce qui ferait remonter jusqu'au début de l'époque silurienne l'apparition de ce groupe. Négligeons, pour le moment, cette attribution douteuse pour constater que les Dasycladacées sont très anciennes, que dès le début elles ressemblaient beaucoup aux types vivants et que ces plantes, beaucoup moins nombreuses qu'autrefois, sont confinées maintenant dans les mers chaudes.

Phaeophycées. - Algues chez lesquelles la

chlorophylle est associée à une substance colorante brune, la phaeophycine, soluble dans l'eau lorsque le protoplasme qui la renferme est mort. Protoplasme cellulaire différencié; le thalle, assez simple dans les formes inférieures, atteint un très haut degré de différenciation et de grandes dimensions. Multiplication et reproduction asexuée et sexuée présentant les formes les plus diverses. – Classe nombreuse dont presque tous les représentants habitent les eaux marines, sous toutes les latitudes y compris les plus froides.

La facilité exceptionnelle avec laquelle les membranes cellulaires s'hydratent, se gélifient puis se liquéfient sans laisser de trace sensible, explique sans doute notre ignorance à peu près complète relativement au passé de ce groupe. Nous ne possédons que quelques indications, bien incertaines, sur des Phaeophycées fossiles.

Famille des <u>Fucacées</u>. – On considère comme à peu près établie l'existence des <u>Cystoseira</u>, des <u>Sargassum</u>, et des <u>Himanthalia</u> dans les dépôts oligocènes. Tous les autres fossiles attribués à cette famille et aux autres familles de Phaeophycées demeurent très problématiques et nous ne pourrions, sans imprudence, en tenir compte dans cette étude.

<u>Rhodophycées</u> ou <u>Floridées</u>. – Algues chez lesquelles la chlorophylle est associée à une substance colorante rouge, la rhodophycine, soluble dans l'eau, lorsque le protoplasme qui la renferme est mort. Protoplasme cellulaire différencié. Le thalle atteint un haut degré de différenciation. Reproduction asexuée suivant un type homogène; éléments reproducteurs asexués immobiles. Reproduction sexuée plus différenciée que dans toutes les clas-

ses précédentes. – Classe nombreuse dont la majorité des représentants habite les eaux marines sous toutes les latitudes.

Comme chez les Phaeophycées, les membranes se gélifient et s'hydratent avec une grande facilité; il en résulte que les Floridées offrent aussi des conditions défavorables à la fossilisation. Cependant les représentants de la famille des Corallinacées se distinguent de la majorité des Floridées par leur thalle profondément calcaire. On a pu en étudier la structure anatomique dans tous ses détails et les comparer étroitement avec les Corallinacées actuelles.

Fig. 8. – Lithothamnium sp. actuel d'après nature.

Le genre Lithothamnion se montre avec certitude à partir du Jurassique supérieur, mais il est surtout abondamment représenté dans les dépôts tertiaires marins, éocènes et miocènes. Dès son apparition, ce genre montre les caractères que nous connaissons aux espèces actuelles; mais les espèces tertiaires présentent avec les espèces actuelles les plus grandes ressemblances. M. Heydrich (1900) les répartit entre trois genres formés aux dépens du précédent: Archaelithothamnion, Sorithamnion et Lithothamniscum; le premier comprend les formes anciennes, mais aussi plusieurs formes tertiaires.

M. Früh (1890) croit reconnaître dans les dépôts tertiaires marins de Suisse des Lithophyllum et des Melobesia.

A côté de ces Floridées dont la structure a été conservée grâce à la minéralisation normale de leurs tissus, on a rangé un grand nombre d'empreintes auxquelles on a donné des noms d'après les formes vivantes qu'elles rappellent. On a reconnu que beaucoup d'entre elles ne sont point des emprein-

tes d'Algues ; quelques-unes cependant paraissent devoir être définitivement rattachées aux Floridées. C'est le cas pour Delesserites parisiensis du calcaire grossier de Paris dont M. Bureau a marqué la place dans le genre Nitophyllum.

Les Chondrites ont donné lieu à bien des discussions. M. R. J. Schubert (1890) voit une trace charbonneuse sur les empreintes de quelques-uns d'entre eux (du Silurien supér.) et affirme que ce sont des Algues ; mais cette interprétation admise, il demeure impossible de savoir à quel ordre ils ont pu appartenir, Chlorophycées, Phaeophycées ou Floridées.

On en pourrait citer d'autres déterminées à peu près sûrement comme Algues, sans qu'on puisse aller plus loin. Cette énumération n'a pas sa place ici.

Ajoutons seulement, pour finir, qu'une sage critique a fait justice d'une foule de fossiles, attribués provisoirement aux Algues, où l'on a reconnu des traces d'animaux, de plantes entraînées par les eaux, etc. (Nathorst 1881 et 1886, Maillard 1888).

Algues et Champignons perforants. — Dès le milieu du XIXe siècle, on a observé dans des débris fossiles animaux de toute nature des canaux rameux qui les traversent dans tous les sens. On sait aujourd'hui qu'ils ont été produits par des Algues ou par des Champignons qui les ont déterminés à mesure qu'ils s'y développaient. Les formes qui vivent aujourd'hui de cette manière appartiennent à diverses familles d'Algues Myxophycées : Hyella, Schizothrix, Leptothrix, Hypheothrix, Phormidium, Plectonema, et Mastigocoleus ; et Chlorophycées : Ostreobium, Zygomitus, Siphonocladus, Gomontia, Gongrosira, Foreliella, plus rarement à des Champignons dont la position

systématique n'est pas bien établie : Ostracoblabe, Lithopythium ; Les filaments d'Ostracoblabe, associés à un Hyella, parfois à un Mastigocoleus, constituent un Lichen marin du genre Verrucaria (Bornet et Flahault 1889, Chodat 1898).

Il est naturellement très difficile de marquer la place exacte de Thallophytes perforants fossiles dont le thalle n'est pas toujours bien conservé. Signalons seulement qu'on croît reconnaître des Algues Nostocacées dans le Palaeopede qui a perforé des Polypiers dévoniens d'Australie. (Etheridge 1900), dans les Siphonema, Zonotrichites, et Calcinema des calcaires jurassiques d'Allemagne (Bornemann, 1886), un Champignon Phycomycète de la famille des Saprolégniacées dans le Palaeachlya des Polypiers dévoniens.

Champignons

Champignons. – Thallophytes dépourvus de chlorophylle, nécessairement parasites ou saprophytes, vivant à la surface des êtres vivants ou dans leurs tissus, ou aux dépens des restes d'êtres vivants, animaux ou végétaux. Vie le plus souvent aérienne, parfois aquatique.

Appareil végétatif très varié dans ses formes extérieures, de structure ordinairement simple, demeurant à cet égard bien au-dessous des Algues. Multiplication végétative, reproduction asexuée et sexuée extrêmement variées.

Groupe très nombreux, représenté sous tous les climats, à la condition que l'atmosphère ne soit pas trop sèche.

Les Champignons dans le passé. – La simplicité de structure du thalle et la facilité avec laquelle

il se détruit dans beaucoup de ces végétaux expliquent la pauvreté des renseignements que nous possédons sur les Champignons fossiles. Cependant on connaît à l'état fossile un assez grand nombre de Champignons qui ont été observés surtout dans ou sur des tissus végétaux à structure conservée. Grâce à cela, nous avons au moins quelques renseignements sur le passé de chacune des classes de Champignons qu'on connaît dans la nature vivante.

Myxomycètes. – Champignons dont le thalle est formé de protoplasme libre endigué seulement dans des circonstances spéciales et au moment de la formation des spores.

M. Renault (1896) et M. Bertrand (1892), puis ces deux botanistes ensemble ont décrit des thalles de Myxomycètes dans les cellules corticales de Lepidodendron du Permien inférieur d'Autun.

Phycomycètes. – Champignons dont le thalle se compose de filaments isolés, abondamment ramifiés, mais non cloisonnés sauf au voisinage des organes reproducteurs asexués et sexués. – Saprophytes ou parasites de végétaux ou d'animaux.

On en connaît à l'état fossile qui peuvent être rapportés sans aucun doute aux familles des Chytridiacées, des Mucoracées et des Péronosporacées

Famille des Chytridiacées. – C'est aussi dans l'écorce subéreuse des Lepidodendron permiens d'Autun que M. Renault a découvert le thalle et les œufs, à différents état de développement et jusqu'à la maturité, de l'Oochytrium Lepidodendri et d'autres plantes de la même famille.

Famille des Mucoracées. – C'est dans les ma-

oospores des mêmes végétaux que se sont développés les thalles des Mucor décrits par M. Renault, mais dont il n'a pas

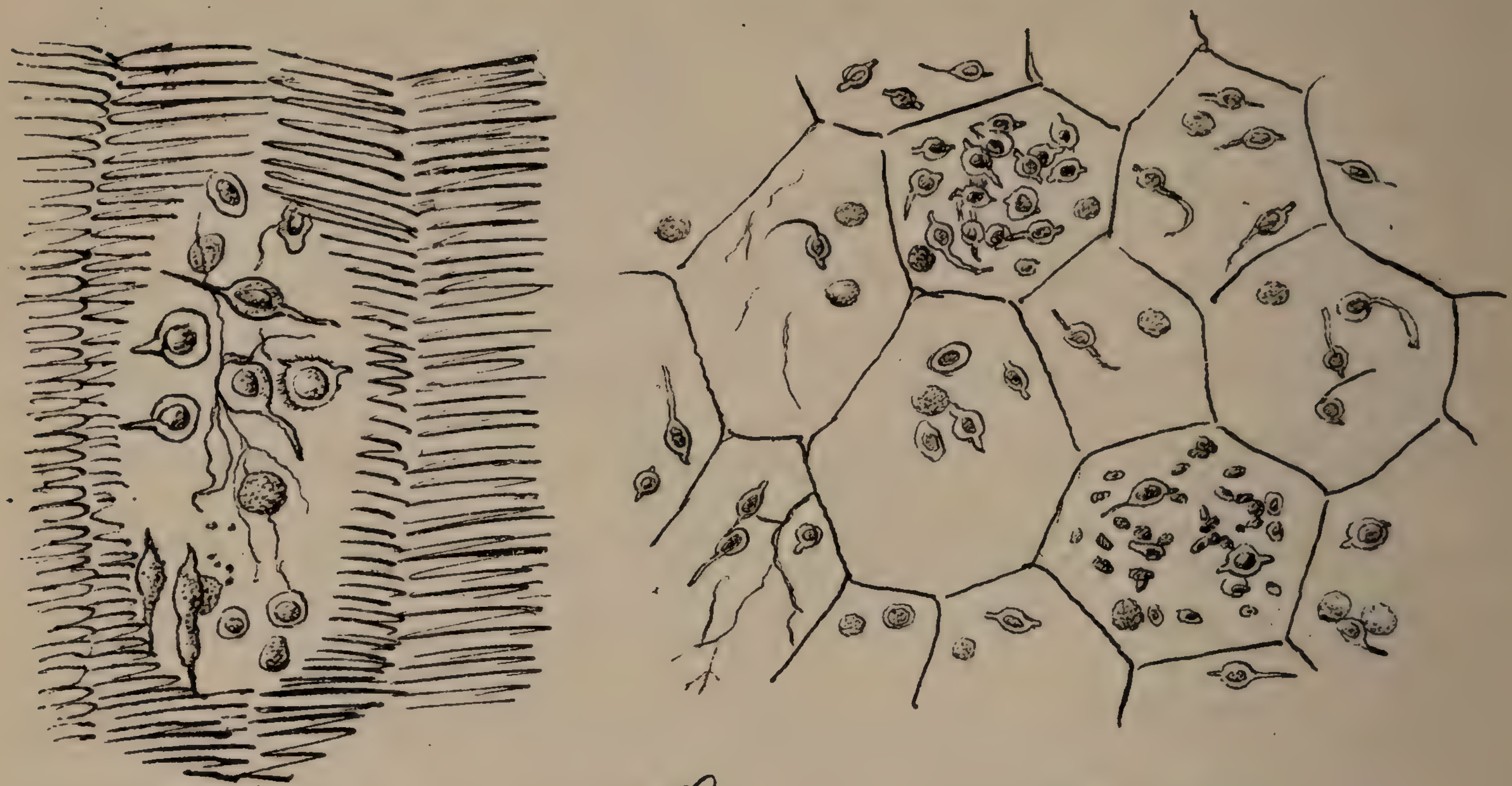


Fig. 9. - Oochytrium Lepidodendri Renault
A. - Mycélium et œufs à divers états de développement dans un fragment de vaisseau réticulé, avec un kyste sphérique échiné.
B. - Tissu rempli de kystes et d'œufs à différents états.
d'après Renault.

vu les organes reproducteurs. On connaît probablement aussi une Mucoracée sur un Insecte emprisonné dans l'ambre oligocène de la Baltique (Sporotrichites Göppert). Les Palaeomyces Renault qui se développaient au milieu de divers débris végétaux permiens et qui paraissent présenter des kystes (chlamydospores) paraissent être aussi des Mucoracées.

Famille des Péronosporacées. - M. Williamson (1881) a décrit un Peronosporites dans le bois des Lepidodendron d'Angleterre. M.M. Bertrand et Renault ont donné le nom de Grilletia à un Champignon qui a envahi des graines du terrain houiller, et qui appartient peut-être à cette famille.

Urédinées. - Champignons parasites de vé-

gétaux verts, dont le thalle est endogène et les organes reproducteurs extérieurs ; remarquables par le pléomorphisme de leurs organes reproducteurs. — M. Renault a décrit et figuré (1896) un thalle observé par lui à la face interne du tégument d'une macrospore et portant des spores pédicellées dont la forme rappelle bien celle de certaines spores d'Urédinées. Il faut le reconnaître pourtant, les Urédinées actuelles ne vivant qu'aux dépens d'organes verts et exposés à la lumière, il est difficile d'imaginer qu'un Champignon de ce groupe se soit développé à la face interne du tégument d'une spore. L'attribution nous laisse quelques doutes pour cette raison.

<u>Basidiomycètes</u>. — Champignons dont le thalle filamenteux cloisonné forme souvent avant la production des organes reproducteurs, un corps volumineux par la juxtaposition et l'enchevêtrement des filaments.

Organes reproducteurs de plusieurs formes dans une même espèce (conidies). Toutes les espèces produisent, en outre, des spores formées par bourgeonnement aux dépens d'une cellule plus ou moins spécialisée (basidiospores). — Groupe très nombreux.

On a très peu de données sur l'existence de ce groupe pendant les périodes paléozoïque et mésozoïque. Leur existence n'est certaine qu'à partir de l'époque tertiaire, et, dès qu'on les observe, on les trouve génériquement inséparables de certains genres actuels : <u>Cenangium</u>, <u>Hydnum</u>, <u>Polyporus</u>, <u>Lenzites</u>. Il ne faut pas s'étonner de ne pas trouver à l'état fossile les formes charnues si fugaces des Agarics, Coprins, etc. Les types que l'on peut reconnaître rendent leur existence

aux mêmes époques à peu près certaine ; d'ailleurs, on rencontre dans une foule de débris végétaux tertiaires, des mycéliums indéterminables, dont beaucoup sans doute appartenaient à des Basidiomycètes. Nous faisons bien des réserves au sujet des Archariques signalés dans le Houiller d'Angleterre.

Ascomycètes. – Champignons dont le thalle filamenteux cloisonné forme souvent aussi un corps charnu volumineux sur lequel apparaissent certains organes reproducteurs. – Organes reproducteurs habituellement variés dans une même espèce (conidies). Toutes les espèces produisent des spores formées par division des noyaux et du protoplasme au sein d'une cellule mère spécialisée (ascospores). – Groupe nombreux.

On signale des Ascomycètes à peu près dans tous les terrains. Ce sont, le plus souvent, des taches sur les feuilles et sur le bois, rappelant bien les formes actuelles de ce groupe ; mais ce ne sont que des empreintes et leur étude ne peut être approfondie. Les plus anciennes (Excipulites Neesi Göppert) forment sur les feuilles de Cordaites houiller des ponctuations qui ne laissent guère de doute sur leur nature. Ce sont bien des Ascomycètes, mais il est impossible de savoir à quels genres et à quelles familles il conviendrait de les rapporter.

On admet comme exacte la détermination d'un Xyloma ou Rhytisma observé sur les feuilles d'un Podozamites infra-liasique ou rhétien. A partir du Tertiaire, on trouve beaucoup d'Ascomycètes épiphytes, Sphaeriacées et autres, qu'on peut identifier avec les genres actuels : Sphaeria, Depazea, Phacidium,

Dothidea, Hysterium, Rhytisma.

Lichens. — Les Lichens, considérés jadis comme un groupe autonome de Thallophytes, sont des Champignons Basidiomycètes et plus souvent Ascomycètes (au moins dans nos pays tempérés) vivant en symbiose avec des Algues de diverses familles. Presque toujours aériens, parfois aquatiques, les Lichens présentent des formes très particulières qui leur ont valu d'être considérés comme un groupe naturel indépendant.

On connaît peu de Lichens fossiles ; ce sont des fragments englobés dans l'ambre oligocène de la Baltique et assimilables aux genres actuels, ou des fragments fixés sur des morceaux de bois transformés en lignite ; leur détermination est impossible dans ce cas.

Conclusions. — La structure ordinaire des Thallophytes n'est pas favorable à la fossilisation et n'a guère permis leur conservation. Il faut faire exception pour celles de ces plantes dont la conservation a été toute naturelle grâce à leur minéralisation à l'état vivant ou à la pénétration de diverses substances, de la silice par ex.

Les Algues et les Champignons sont anciens ; on en a observé un assez grand nombre dans les dépôts paléozoïques ; ils rentrent sans difficulté dans les groupes actuels (Bactériacées, Volvocinées ou Protococcoïdées, Dasycladacées, Myxomycètes, Chytridiacées). Beaucoup de groupes ne sont connus qu'à des époques plus rapprochées de la nôtre, mésozoïque (Diatomacées, Caulerpa, Corallinacées), ou plus récentes.

L'étude des formes fossiles, même les plus anciennes, ne nous enseigne rien sur les modifications que peuvent avoir subi les différents termes de la série des Thallophytes ; elle ne nous fournit aucun éclaircissement sur la phylogénie et l'arbre géologique du groupe entier.

Chapitre III.

Bryophytes. _ Characées. _ Ptéridophytes et groupes d'affinités douteuses.

Sommaire. _ Bryophytes; Hépatiques, Mousses. _ Charophytes. _ Ptéridophytes; isosporées et hétérosporées; Filicinées, Marattinées, Fougères; Hydroptéridées, Botryoptéridées. _ Cycadofilicinées. Sphénophyllées. _ Equisétinées; Equisétacées, Annulariées. _ Lycopodinées; Lycopodiacées; Sélaginellacées, Isoétacées, Lépidodendrées. _ Conclusions.

Bryophytes ou Muscinées.

Végétaux de petite taille. L'évolution individuelle y comprend deux phases distinctes, se succédant nécessairement. Une spore en germant produit un proembryon (protonéma) sur lequel bourgeonne une plante verte; celle-ci produit des éléments sexués, femelles et mâles; c'est la première phase, la génération sexuée. L'œuf fécondé se développe aussitôt en un corps plus ou moins complexe (sporogone) dans lequel se développent des spores, toutes semblables; c'est la seconde phase, la génération asexuée.

La plante verte destinée à former les éléments sexués comprend le plus souvent des tiges avec des feuilles; elle peut être réduite à un thalle dorsiventral. Elle ne possède jamais ni racines, ni vaisseaux conducteurs. C'

est cette plante sexuée qui remplit les fontions végétatives générales.

Les Muscinées sont des végétaux aériens ou d'eau douce, répandus dans les stations fraîches ou humides du monde entier.

<u>Hépatiques</u>. – Plante verte ordinairement dorsiventrale ou pourvue de tiges et de feuilles; protonéma très réduit et fugace. Sporogone demeurant inclus dans l'archégone ou le brisant pour s'en dégager. – Plusieurs familles. On a décrit plus de 3700 espèces dont 270 environ sont thalloïdes. (Ricciacées, Marchantiacées, <u>Anthoceros</u>.)

<u>Les Hépatiques dans le passé</u>. L'Hépatique la plus ancienne qui soit connue appartient au Trias supérieur de la Silésie; elle est représentée par un thalle dorsiventral aplati comme celui des <u>Marchantia</u>. M. Raciborski (1892) lui a donné le nom de <u>Palaeohepatica</u>; mais les Hépatiques ne paraissent avoir pris une grande place dans la végétation que dans la période crétacée et plus encore dans les temps tertiaires. On a trouvé en particulier dans l'ambre oligocène de la Baltique des échantillons parfaitement conservés; Göppert et Caspary ont cru pouvoir les rapporter simplement aux genres actuels: <u>Jungermannia</u>, <u>Lophocolea</u>, <u>Scapania</u>, <u>Radula</u>, <u>Madotheca</u>, <u>Lejeunea</u>, <u>Frullania</u>, etc., etc.

Les <u>Marchantia</u> ne sont pas rares dans les tufs et travertins tertiaires (<u>M. Sezannensis</u>, etc.)

<u>Mousses</u>. – Plante verte composée de tiges

feuillées parfois dorsiventrales. Protonéma ordinairement conferve et plus ou moins durable. Sommet de l'archégone, le plus souvent accru après la fécondation, formant coiffe au sommet du sporogone mûr. – On connaît plusieurs milliers d'espèces de Mousses réparties entre un certain nombre d'ordres et de familles. L'ordre des Bryinées comprend la majorité des espèces actuelles. – Nous avons appelé l'attention (p. 16) sur le rôle que jouent certaines Mousses (Sphagnum) dans la formation de la tourbe.

Les Mousses dans le passé. – Les Mousses ne sont guère plus répandues que les Hépatiques dans les dépôts fossiles. M. M. Renault et Zeiller ont trouvé dans les couches supérieures du Houiller de Commentry une plante qu'ils ont nommée Muscites polytrichaceus et qui leur paraît être une Mousse ; elle n'est pas sans ressemblance avec un Polytrichum. Il faut arriver jusqu'au Tertiaire pour trouver, sans doute possible, des Mousses qui y deviennent rapidement assez fréquentes. Ce sont rarement des Sphagnum (S. Ludwigii du Miocène), plus souvent des Bryinées acrocarpes et pleurocarpes : Phascum, Dicranum, Hymenostomum, Fontinalis, Thuidium, Polytrichum et Fissidens ; la plupart sont réduites à leurs organes végétatifs. Celles des dépôts pleistocènes ne diffèrent pas des espèces vivantes.

En résumé, les Hépatiques et les Mousses fossiles ne nous donnent pas la moindre indication sur la phylogénie des Bryophytes.

Charophytes.

Les Characées ont été fréquemment classées parmi

les Algues, sans qu'on ait pu invoquer aucune raison sérieuse pour les en rapprocher. Ce sont des végétaux aquatiques, c'est vrai ; mais ce mode de vie ne suffit pas pour caractériser un groupe naturel. Ils n'ont pas de tissus conducteurs différenciés, mais c'est peut-être la conséquence de l'adaptation à la vie aquatique submergée.

Les auteurs qui rangent les Characées au milieu des Algues ne savent de quels ordres d'Algues les rapprocher, ne trouvent pas de terme de transition et déclarent que, faute de mieux et sans raisons objectives, ils les considèrent comme issues des Siphonées. (Wille 1897).

Les différences entre les Characées et les Algues sont grandes. Le développement de l'œuf fécondé en un proembryon les éloigne de toutes les Algues Chlorophycées ; le développement anatomique des organes végétatifs issus par différenciation d'une cellule terminale unique, avec une régularité qu'on ne connaît chez aucune Algue, les en éloigne aussi.

En réalité, la nature des éléments reproducteurs mâles fournit un caractère de première valeur qui place les Characées au dessus de tous les Thallophytes. L'élément fécondant des Thallophytes est une cellule pourvue d'un noyau ; chez les Bryophytes et chez les Cryptogames vasculaires, l'élément fécondant est un noyau qui s'est nourri aux dépens de la cellule à laquelle il appartient et qui l'a consommée ; il en est de même chez les Characées ; la forme spiralée de l'anthérozoïde, la forme de l'archégone et sa structure complexe éloignent aussi les Characées des Thallophytes (Migula, 1890).

Les caractères essentiels qui séparent les Characées

des Algues les rapprochent des Bryophytes et des Cryptogames vasculaires réunies parfois sous le nom d'Archégoniées; mais si la forme, la nature et le développement des organes sexués semblent justifier ce rapprochement et faire des Characées des végétaux Archégoniés, elles s'en éloignent par d'autres caractères; elles n'ont pas de générations alternantes; leurs organes reproducteurs, de même valeur en ce qu'ils ont d'essentiel, sont bien différents quant à leurs parties accessoires (anthéridies, etc.) et ne permettent aucune homologie avec les Bryophytes et les Cryptogames vasculaires (C.E. Bertrand, 1891.).

A tous égards les Characées semblent devoir former un groupe de même valeur que les Thallophytes et les Bryophytes, un embranchement. Le petit nombre de représentants du groupe ne saurait être invoqué contre cette manière de voir. Sa valeur relative et sa place hiérarchique ne peuvent être déterminées que par la valeur des caractères qui le distinguent. Les Characées représentent donc l'unique famille de l'embranchement des Charophytes. Elle ne comprend elle-même que quelques genres: Nitella, Tolypella et Chara (sensu lato) dont on a séparé un petit nombre d'espèces sous les noms de Tolypellopsis, Lamprothamnus et Lychnothamnus. Ils comprennent ensemble 150 espèces environ, répandues dans les eaux douces et saumâtres des diverses parties du monde. Quelques espèces occupent des aires très étendues.

Les Characées dans le passé. – Les enveloppes de l'œuf mûr, résultant de la transformation de l'archégone maintenu autour de l'œuf fécondé se décompose en trois couches cutinisées (Overton, 1890), condition

particulièrement favorable à une longue conservation et à la fossilisation.

C'est dans le Trias (Muschelkalk des environs de Moscou) que les Chara nous apparaissent pour la première fois; puis on en a observé dans le Jurassique du bord du plateau central (le Lot), d'Angleterre, de Suisse; ils sont abondants, surtout dans une foule de dépôts tertiaires d'eau douce. L'identité des formes végétatives, lorsqu'elles ont été observées, l'identité des fruits (œuf fécondé et passé au repos) établissent que depuis longtemps, les Characées n'ont subi aucune transformation sensible. A l'exception des Equisétacées, nous ne connaissons aucun groupe qui ait persisté aussi longtemps sans manifester le moindre changement. M. Stache (1890) a cependant cru pouvoir établir le genre Lagynophora pour une Characée de la base des terrains tertiaires des Balkans dont l'archégone se prolonge plus que de coutume en col de bouteille.

Fig. 10. - Fruits fossiles de divers Chara.
a - Sommet de la couronne.
d'après Schimper.

Ptéridophytes.

Végétaux réduits parfois à de faibles dimensions, ordinairement herbes assez hautes ou arbres (dans les groupes éteints surtout).

L'évolution individuelle comprend deux phases distinctes et se succédant nécessairement, comme chez les Bryophytes,

mais suivant un autre type. Une spore en germant produit un corps de petite dimension (prothalle) sur lequel se développent des éléments sexués femelles et mâles. C'est la première phase, la génération sexuée; elle est très courte si on la compare à la génération sexuée des Bryophytes. L'œuf fécondé se développe tout de suite en une plante verte pourvue de tiges, de feuilles et de racines; les spores sont produites par les feuilles dont elles sont des dépendances. C'est la seconde phase, la génération asexuée; elle est longue si on la compare à la génération asexuée des Bryophytes. C'est elle qui remplit les fonctions végétatives générales.

Les Ptéridophytes ont des spores toutes semblables (isosporées) ou de deux sortes (hétérosporées), les unes grandes, macrospores, produisant un prothalle femelle avec archégones et œufs, les autres petites, microspores, produisant un prothalle mâle, avec anthéridies et anthérozoïdes.

Végétaux aériens ou d'eau douce.

L'étude des Thallophytes et celle des Bryophytes ne nous ont à peu près rien appris sur l'origine de ces groupes. Dans tous les cas où des fossiles ont pu être déterminés avec certitude, nous leur avons trouvé les caractères que présentent les formes actuelles des mêmes groupes. Quand ils n'ont pu être classés d'une manière certaine, ils sont demeurés si énigmatiques que nous n'en pouvons tirer, pour le moment, aucun renseignement de quelque valeur sur le développement phylogénique des végétaux.

Il n'en est plus ainsi pour les Ptéridophytes.

On y constate d'abord une extrême variété de formes anciennes, beaucoup plus grande que celle des formes actuelles; l'étude des fossiles révèle des végétaux isosporés et hé-

térosporés dans les diverses classes de l'embranchement ; on y observe des formations secondaires et un développement anatomique indéfini chez les Equisétinées et Lycopodinées.

On y trouve, en outre, des groupes (Sphénophyllées, Cycadofilicinées, etc.) sans affinités bien établies avec les groupes actuels.

<u>Ptéridophytes isosporées</u> et <u>hétérosporées</u>. – On a cru pendant longtemps que l'existence de spores d'une seule sorte ou de spores distinctes différenciées en microspores mâles et en macrospores femelles suffisait à caractériser des groupes importants, sous-classes ou ordres. Les récentes recherches de M. Renault (1902) feraient penser que ce caractère n'a pas toute la valeur qu'on lui a attribuée. Ce savant a trouvé dans les dépôts stéphaniens des environs d'Autun une Marattiacée du type <u>Asterotheca</u>, à laquelle il attribue des spores de deux sortes ; il en fait le <u>Pecopteris heterosporites</u>. Il signale même une vraie Fougère, à sporange annelé, qui semble être une Parkériacée et qui serait hétérosporée (<u>Parkerioidea stephanensis</u>). Quelle que soit l'importance de ces découvertes, nous ne croyons pas devoir encore rompre les cadres de la classification des Ptéridophytes généralement admise.

Nous étudierons d'abord les formes qui peuvent être rapportées à chacune des classes établies sur les types actuels, Filicinées, Hydroptéridées, Equisétinées, Lycopodinées, sauf à examiner après chacune d'elles les formes plus ou moins éloignées qui semblent s'y rattacher le mieux. Dans cet ensemble, les Filicinées représentent les termes les moins élevés, les Lycopodinées, les termes supérieurs.

Filicinées. — Ptéridophytes chez lesquelles la plante verte asexuée possède une tige munie de feuilles grandes, dont les sporanges sont des dépendances ; elles sont isosporées ou hétérosporées. Vie ordinairement aérienne. Les Filicinées comprennent actuellement deux ordres, les Marattinées et les Fougères. Il faut y joindre, à ce qu'il semble, les Botryopteridées qui sont hétérosporées.

Pendant longtemps on n'a pas connu les sporanges des Filicinées fossiles ; le plus souvent, du moins, on n'a pas reconnu les rapports des sporanges avec les feuilles sur lesquelles ils se sont développés. La distinction de ces plantes reposait sur la nervation des feuilles qu'on comparait simplement avec la nervation des Filicinées actuelles ; leur classification était artificielle. Comme la nature vivante nourrit une grande variété de Fougères présentant une grande diversité dans la forme des feuilles, on trouvait dans ce groupe de nombreuses analogies qui semblaient justifier le rapprochement des formes anciennes avec les genres existants.

La découverte de fossiles paléozoïques très bien conservés, grâce à la pénétration de la silice et la facilité relative avec laquelle on les étudie ont démontré que les caractères fournis par les sporanges n'ont pas de relations nécessaires avec la forme du limbe foliaire et que parmi les prétendues Fougères se trouvaient beaucoup d'autres Filicinées. Les travaux de MM. Grand'Eury (1877), R. Zeiller (1883), Stur (1885) et Kidston (1887) ont beaucoup contribué à établir les rapports véritables des Filicinées fossiles avec les représentants vivants de cette classe. Ils ont eu pour résultat commun de prouver que les Filicinées-Marattinées, très peu nombreuses aujourd'hui et confinées surtout dans les régions équatoriales,

ont tenu une place beaucoup plus grande dans la végétation paléo- et mésozoïque.

Il n'en reste pas moins un grand nombre de feuilles fossiles, dites de Fougères, qui appartiennent à peu près sûrement aux Filicinées, mais dont l'attribution demeure indéterminée: c'est le cas pour une partie au moins des feuilles connues sous les noms de Sphenopteris, Nevropteris, Dictyopteris, Cardiopteris, Lonchopteris, Lomatopteris, Taeniopteris, Glossopteris, etc. On connaît aussi, à l'état fossile, des jeunes feuilles encore enroulées qu'on a distinguées sous le nom de Spiropteris, des tiges ou rhizomes: Rhizomopteris, Stipitopteris et Vertebraria qui attendent une attribution plus exacte.

Les Filicinées ont eu un si grand développement et présenté une si grande variété dans les temps paléo- et mésozoïques que nous ne devons pas nous étonner des difficultés que nous offre leur étude.

Filicinées isosporées.

Marattinées ou Filicinées eu-sporangiées.

– Filicinées à tige ordinairement courte; sporanges plus ou moins épais formés par un groupe de cellules épidermiques.

Famille des Marattiacées. – Tige habituellement très courte, feuilles très grandes, à limbe composé, enroulées en crosse dans la jeunesse, à base très large munie de stipules. Sporanges souvent réunis en groupes à la face inférieure et sur les nervures, le plus souvent diversement concrescents.

Quatre genres actuels seulement: Angiopteris, Kaulfussia, Marattia et Danaea avec une cinquantaine d'espèces répandues dans les régions intertropicales.

Les Marattiacées dans le passé. – Les Marattiacées

ont tenu une place beaucoup plus grande dans la végétation des terrains paléozoïques. Elles apparaissent probablement dans le Dévonien supérieur avec le genre Archaeopteris Dawson. Puis viennent: Discopteris Stur = Sphenopteris partim. — Dactylotheca Zeiller, comprenant Pecopteris dentata. — Renaultia Zeiller = Sphenopteris part. — Asterotheca Presl, comprenant la majorité des anciens Pecopteris (P. heterosporites Ren., P. arborescens Schimper, P. Candollei) et quelques Sphenopteris. — Scolecopteris Zenker = Pecopteris partim. — Ptychocarpus Weiss = Stichopteris, Pecopteris part. (P. unita Brongn.). — Cyclotheca Kidston. — Calymnatotheca Stur = Sphenopteris part. — Linopteris Presl = Dictyopteris part. D. Brongniarti, D. Schultzei. — Crossotheca Zeiller = Sphenopteris part., Pecopteris part. — Danaeites Göppert = Pecopteris part. — Tous ces genres ont apparu dans les terrains carbonifériens et se sont maintenus plus ou moins longtemps; la plupart pourtant n'ont pas dépassé l'époque paléozoïque. Les suivants ne sont connus qu'à un âge moins ancien.

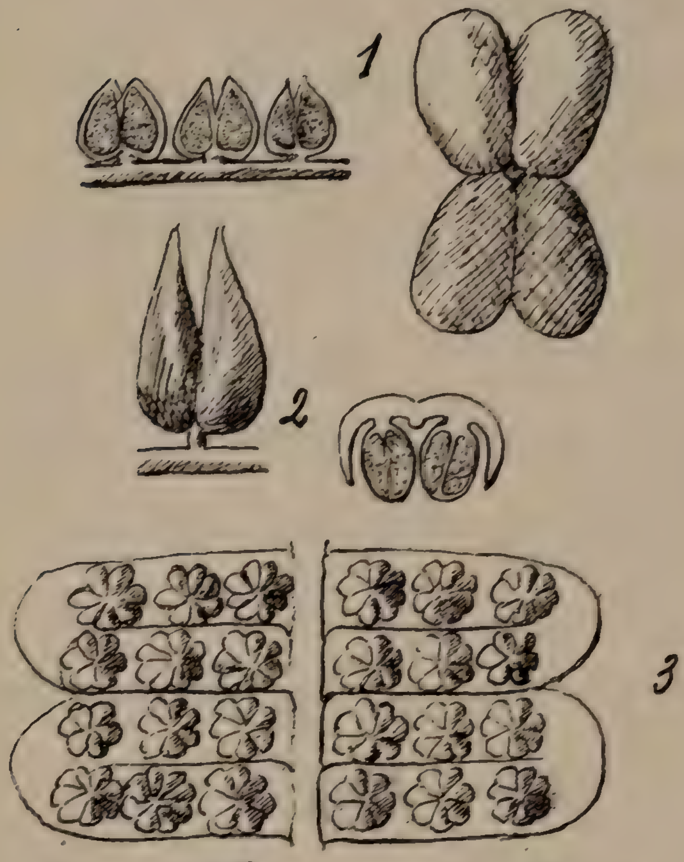


Fig. 11. — Sporanges de Marattiacées.
1. — Asterotheca.
2. — Scolecopteris.
3. — Goniopteris
d'après Grand'Eury.

Danaeopsis Heer du Trias, à réunir peut-être aux Danaea. — Danaea Smith, genre actuel, apparaissant dans le Lias. — Marattia Smith, genre actuel, apparaissant dans le Rhétien et le Lias.

Les genres Kaulfussia et Angiopteris ne sont pas connus à l'état fossile. — Stur en 1883 a divisé les Marattiacées en 9 trib., la plupart éteintes.

Psaronius Cotta, Caulopteris Lindley et Hutton, Ptychopteris Corda sont des tiges de Marattiacées à divers états de conservation. Rachiopteris Williamson en est un pétiole.

Fam. des Ophioglossacées. — Marattinées ordinairᵗ de petite taille, à tige très courte manifestant dans son bois un léger accroissement secondaire par l'action d'un cambium (Prantl, Rostowzew), produisant chaque année une ou deux feuilles. Léger accroissement secondaire dans la racine (Boodle). Sporanges localisés sur un lobe, de nature ligulaire, de la feuille. Lobe sporangifère simple, spiciforme ou composé, à sporanges concrescents, bilatéraux par rapport aux nervures.

Trois genres actuels : Helminthostachys, monotype, s'étendant de l'Himalaya au Queensland à travers toute la région des Moussons ; Ophioglossum L. 30 esp. environ, répandues un peu par toute la terre ; Botrychium Swartz, 16 esp. des zones tempérées et chaudes des deux hémisphères.

Les Ophioglossacées dans le passé. — C'est avec bien des doutes qu'on leur attribue un Rhacopteris du Carbonifère infʳ, d'après Stur, et avec Renault un Ophioglossites du Permien d'Autun ; il faut arriver jusqu'à l'Eocène pour trouver un Ophioglossum incontestable.

Fougères ou Filicinées leptosporangiées. — Filicinées à tige ordinairement peu ou pas ramifiée, munies ordinairement de feuilles grandes, enroulées en crosse dans le jeune âge. Les sporanges ordinairement rapprochés (sores) à la face inférieure des feuilles, tirent leur origine de cellules épidermiques et ont la valeur de poils. Sporanges à parois

minces. Les sporanges sont parfois localisés sur certains lobes de la feuille (*Osmunda*, *Aneimia*) ou portés par des feuilles différenciées dont ils remplacent alors plus ou moins le limbe (*Blechnum Spicant*, *Struthiopteris*).

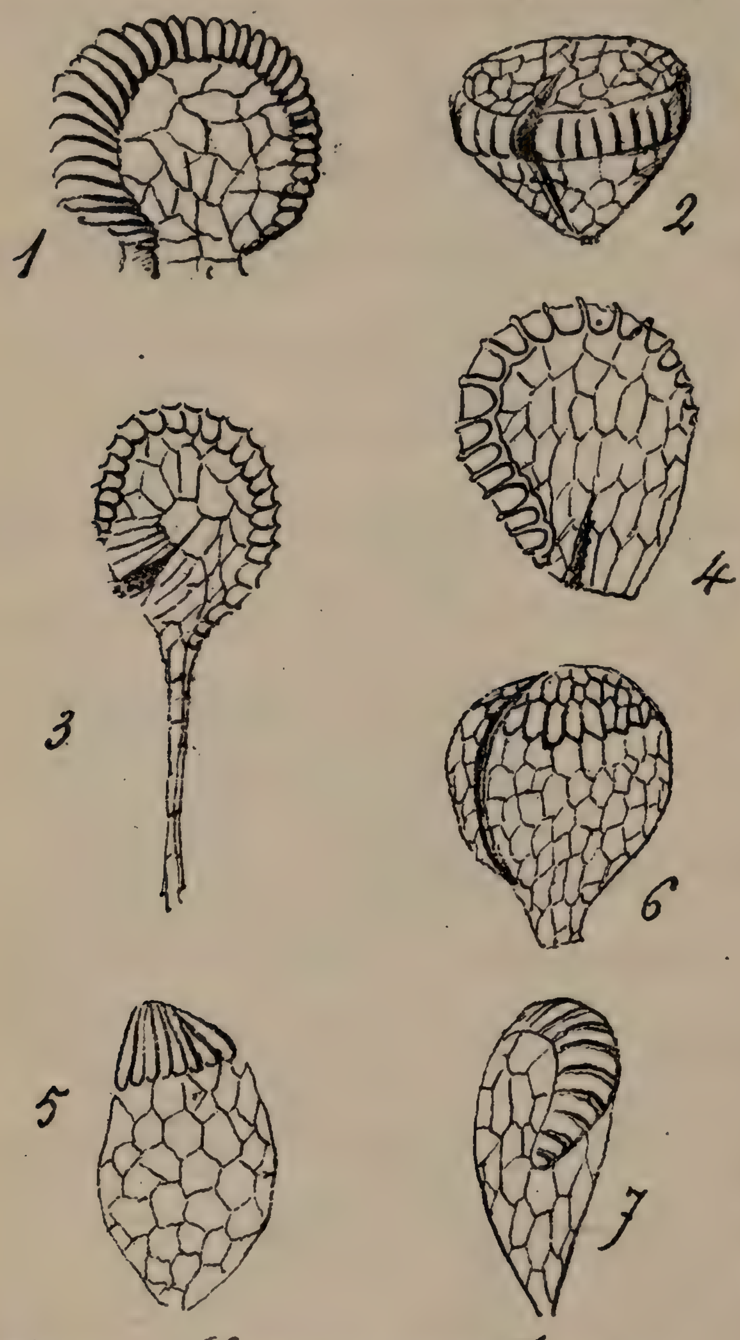


Fig. 12. – Sporanges de Fougères actuelles.

1. – *Parkeria* 2. – *Gleichenia*
3. – *Cystopteris* 4. – *Matonia*
5. – *Schizaea* 6. – *Osmunda*
7. – *Cyathea*

Mode de vie variable ; herbes à tige aérienne courte ou dressée arborescente, ou très allongée en liane, à rhizomes souterrains ; très rarement herbe aquatique (*Parkeria*).

Ordre comprenant plusieurs milliers d'espèces répandues sous les climats humides du monde entier jusqu'aux régions polaires, mais surtout dans les régions tropicales, réparties entre plusieurs familles caractérisées surtout par la forme, le groupement et le mode de déhiscence des sporanges. Ces familles ont dans le monde actuel une importance très inégale ; elles sont remarquables en général par l'énorme étendue de l'aire qu'elles occupent et plus encore par l'étendue de l'aire qu'occupent les genres et les espèces. La plupart des espèces de Fougères qu'on rencontre dans l'Europe occid[le] se trouvent à la fois sur tous les continents dans les deux hémisphères.

Les Polypodiacées comptent près de 3000 esp. et sont dans toutes les régions du monde. — Les Hyménophyllacées (2 genres seulement: Hymenophyllum L., Trichomanes Smith) appartiennent aux pays à la fois très chauds et très humides, sauf quelques exceptions pour le premier de ces genres. — Les Cyathéacées comprennent surtout des Fougères arborescentes: Balantium, Dicksonia, Cibotium, Cyathea, Alsophila vivant dans les régions tropicales du nouveau et de l'ancien monde. — Les Parkériacées ne comptent qu'une espèce, Ceratopteris thalictroides, la seule Fougère aquatique connue; c'est une espèce annuelle qu'on trouve sous les climats tropicaux dans toutes les parties du monde. — Les Matoniacées ne comprennent que deux espèces, étroitement confinées dans un très petit nombre de points de l'Insulinde. C'est le plus remarquable exemple d'endémisme que nous fournissent les Fougères. — Les Gleichéniacées, avec 30 ou 40 esp. s'étendent des tropiques aussi loin vers le S. que le leur permettent les continents. — Les Schizéacées avec 70 esp. env., habitent principalement les régions tropicales et subtropicales, surtout de l'extrême Orient. — Les Osmundacées comprennent les deux genres principaux Todea Willd. (incl. Leptopteris) et Osmunda L.. Le premier compte 3-5 espèces des montagnes de la Nouvelle-Zélande, de l'Australie, de la Polynésie et de l'Afrique méridionale. Les 7 esp. d'Osmunda ont une distribution très remarquable par leur aire extrêmt étendue mais très disjointe en général.

Les Fougères dans le passé. — Nous commençons par rappeler les observations que nous avons faites (p. 53) au sujet de l'ignorance où nous sommes relativemt

à la place qui convient à beaucoup de Filicinées et en particulier des Fougères. Il est impossible de fixer maintenant la date d'apparition relative des diverses familles de Fougères; dans l'exposé qui suit nous nous sommes efforcé de marquer la date d'apparition incontestée de chaque famille, en signalant seulement les données plus ou moins incertaines relativement à leur existence plus ancienne.

Fam. des Hyménophyllacées. – On considère comme lui appartenant sûrement les Hymenophyllites Goeppert du Houiller, et à partir de cette époque une série de fossiles ressemblant beaucoup aux Hymenophyllum et Trichomanes actuels.

Fig. 13. – Fragment grossi d'Hymenophyllum Weissii du Houiller supérieur (Saarbrück) d'après Schimper.

Fam. des Parkériacées. – M. Renault (1902) fait rentrer dans cette famille, réduite aujourd'hui à une seule espèce, le Parkerioidea staphanensis, fougère qu'il considère comme hétérosporée, du Houiller supérieur (voy. p. 61).

Fam. des Gleichéniacées. – C'est dans le Permien d'Autun (R. Zeiller) qu'on a signalé des sporanges qui seraient les traces les plus anciennes de cette famille. Les Oligocarpia du Houiller leur appartiennent peut-être aussi. Il y a certitude complète à partir du Lias où se rencontre le genre actuel Gleichenia.

Il n'y a pas de doute que ces trois familles aient appartenu à la période primaire; il y a lieu de supposer que la découverte de fossiles bien conservés accroîtrait le nombre

de leurs représentants et fixerait d'une manière plus certaine encore le moment de leur apparition.

Fam. des Polypodiacées. - Les premiers représentants de cette famille paraissent être les Clathropteris et Dictyophyllum du Rhétien dont M. Raciborski a fait les Protopolypodiacées (1890). Elle se développe dans le Jurassique avec des Davallia et Onychium, dans l'Infra-Crétacé avec des Aspidium, et prend un développement de plus en plus grand dans les terrains tertiaires avec les Pteris, Adianthum, Blechnum, Woodwardia, Lastrea, Polypodium, etc.

Fam. des Matoniacées. - Cette petite famille intermédiaire entre les Gleicheniacées et les Cyatheacées, a été sans doute plus développée qu'elle ne l'est de nos jours. Les Laccopteris jurassiques, le Matonidium du Wealdien paraissent bien lui appartenir; mais le Matonia pectinata R. Brown qu'on ne connaît aujourd'hui que sur une montagne des environs de Singapoure a été trouvé dans le Crétacé d'Autriche (Krasser 1896) sous une forme que les botanistes n'hésitent pas à identifier avec la forme vivante.

Fam. des Osmondacées. - Il y a beaucoup d'incertitude sur la date de son apparition. Elle est sûrement dès la base du Jurassique, dans le Rhétien avec le genre Todea, dans le Lias moyen ou supérieur avec Osmunda; ces genres n'ont cessé de se développer jusqu'à nos jours. Mais peut-être le genre Senftenbergia Corda et

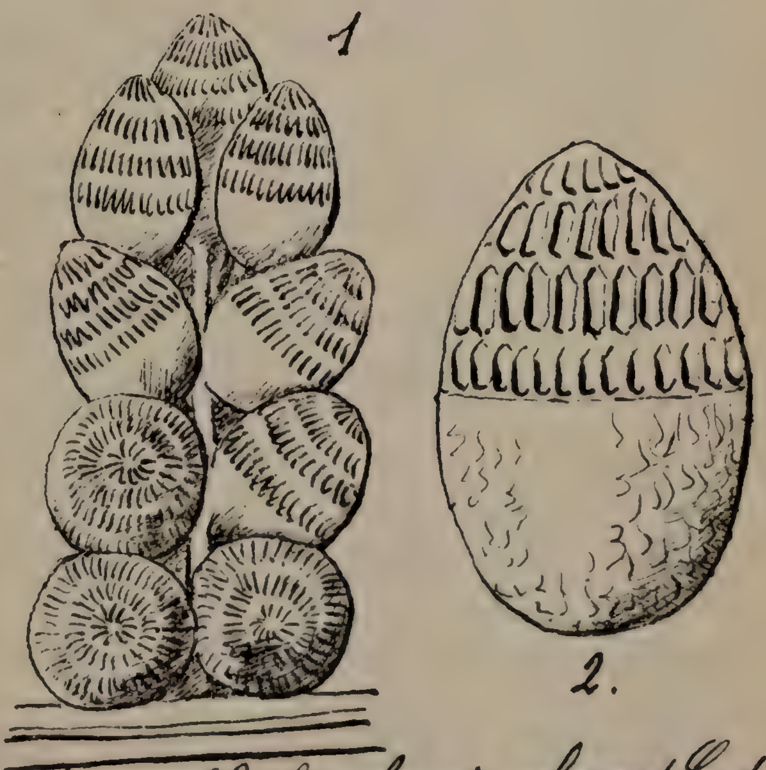


Fig. 14. - Senftenbergia elegans Corda.
1. - une pinnule chargée de Sporanges.
2. - Sporange grossi. d'après Renault.

Kidstonia Zeiller du Houiller supérieur, les Asterochlaena Corda (Osmundites Unger) appartiennent-ils aussi aux Osmondacées, ce qui ferait remonter à l'époque primaire l'apparition de cette famille.

Fam. des Schizéacées. – Les plus anciens représentants connus en sont les Klukia Raciborski, du Lias de Pologne; mais M. Zeiller croit que les Senftenbergia sont aussi des Schizeacées.

Fig. 15.

Klukia exilis du Lias de Cracovie. d'après Raciborski.

Les genres actuels Lygodium et Aneimia apparaissent dès les terrains crétacés et ne sont pas rares dans le Tertiaire.

Fam. des Cyathéacées. – Connue à l'époque liasique avec le genre actuel Dicksonia l'Héritier, auquel il faut joindre, sans doute, les Protopteris crétacés; le genre Thyrsopteris Kunze est peut-être Infra-Crétacé; il en existe une espèce actuelle. Alsophila R. Brown n'est pas rare dans l'Eocène de France.

En résumé, la Paléobotanique nous éclaire sur l'histoire des Ptéridophytes. Nous les voyons apparaître pendant la période dévonienne, sans que nous puissions leur attribuer jusque là aucune forme ancestrale ou prototypique. Les Marattiacées prennent tout d'abord un énorme développement (Houiller) dont on ne connaît pas encore l'étendue; elles sont très abondantes jusqu'à la fin de la période primaire et semblent diminuer très brusquement dès lors pour se réduire de plus en plus, par le nombre et

et par l'espace qu'elles occupent, jusqu'à l'époque actuelle.

Plusieurs familles de Fougères sont anciennes : Hyménophyllacées, Parkériacées, Gleichéniacées ; mais elles ne paraissent pas avoir atteint un développement sensiblement plus grand qu'aujourd'hui. D'autres sont ou nous paraissent jusqu'à présent plus récentes : les Polypodiacées apparues avec les temps secondaires ont pris un grand développement et couvrent le monde ; les autres, Matoniacées, Osmondacées, Schizéacées, Cyathéacées ont évidemment occupé des aires beaucoup plus étendues qu'aujourd'hui.

Filicinées hétérosporées.

Botryoptéridées. — Quelques genres rapportés antérieurement aux Fougères, en particulier Zygopteris et Botryopteris en ont été séparés par M. Renault (1891, 1902) comme constituant un groupe de Filicinées hétérosporées intermédiaire entre les Fougères et les Hydroptéridées. Ces plantes à feuilles composées comme celles des Filicinées, ont leurs sporanges groupés sur des axes dépourvus de limbe ; ces sporanges ont leurs parois formées de plusieurs assises de cellules, mais munies de deux bandes élastiques pluricellulaires diamétralement opposées, ce qui les distingue à la fois des Fougères et des Marattiacées. A l'intérieur des sporanges, se trouvent deux sortes de spores de même volume, mais les unes simples, marquées des trois lignes divergentes qu'on observe habituellement à la surface des macrospores, les autres divisées en plusieurs cellules polyédriques. M. Renault n'a pu pénétrer plus avant dans la connaissance de ces plantes que nous considérons avec lui, pour le moment, comme des Filicinées hétérosporées.

 Les genres Botryopteris et Zygopteris appartiennent

Fig. 16. - Zygopteris : 1. - groupe de sporanges, vu extérieurement ; 2. - groupe de sporanges coupé longitudinalement suivant le plan passant par les deux bandes élastiques ; 3. - macrospores ; 4 - microspore.

à la flore du Houiller supérieur et du Permien.

Hydroptéridées.

- Ptéridophytes à vie plus ou moins aquatique. Plantes de faibles dimensions. Tige mince dorsiventrale ; feuilles relativement peu développées. Sporanges d'origine épidermique, produits par des feuilles différenciées (sporocarpe). Toutes sont hétérosporées.

Les Hydroptéridées comprennent deux familles, les Salviniacées et les Marsiléacées, ne comptant chacune que 2 genres. Aux Salviniacées appartiennent les Salvinia dont les 11 esp. sont répandues dans la zone tropicale, et les Azolla dont les 4 espèces sont plus répandues dans l'hémisphère austral qu'au nord de l'Équateur. Les Marsiléacées comprennent plus de 50 esp. de Marsilea dispersées sur tous les continents et 6 Pilularia subtropicaux, mais avec des échappées vers le S. et vers le N, en Europe notamt.

Les Hydroptéridées dans le passé. — C'est probabl^t aux Salviniacées et au genre Azolla qu'on peut rapporter l'Azollophyllum Penhallow du Miocène inférieur du Canada. On connaît à coup sûr plusieurs espèces de Salvinia, très voisines des espèces vivantes, dans le Crétacé sup^r; l'Oligocène et le Miocène.

Parmi les Marsiléacées, le genre Pilularia est peut-être représenté dans les dépôts miocènes; Marsilea est connu avec quelque doute dans le Crétacé du Groenland, avec certitude dans le Miocène de France.

En dehors de ces données relatives aux époques géologiques récentes, on attribue aux Hydroptéridées divers fossiles découverts dans des dépôts d'âges très divers, mais dont nous ne pouvons tenir compte ici, en raison de l'incertitude de leur attribution. Tels sont les Protosalvinia Dawson du Dévonien d'Amérique, Parka Flemming du Dévonien d'Ecosse, Sporocarpon Williamson, Traquaira Carruthers du Houiller. Tels sont encore les Sagenopteris Presl, Sphenoglossum Emmons, Chiropteris Kurr et Marsilidium Schenk, formes du Trias et du Jurassique attribuées aux Hydroptéridées d'après la forme de feuilles isolées et très insuffisamment connues.

En résumé, la Paléobotanique ne nous apprend rien sur l'origine et la filiation des Hydroptéridées.

Cycadofilicinées

Cycadofilicinées. — Groupe complètement disparu et très imparfaitement connu. Il est caractérisé par l'accroissement secondaire centrifuge qui affecte le bois secondaire des tiges, à la manière de celles des Gymnospermes et des Dicotylédones; les faisceaux

dans lesquels on distingue, au moins parfois, des vaisseaux ponctués, sont séparés par des rayons médullaires. Quelques-uns de ces végétaux ont un liber collatéral et non concentrique et une moelle centrale. Ces tiges portaient des feuilles de même forme que celles des Fougères des types Nevropteris, Alethopteris, Odontopteris, Cyclopteris et Callipteris ; malheureusement on ne les trouve jamais adhérentes aux tiges, si bien qu'on n'est pas certain que leurs organes reproducteurs les rattachent aux Filicinées.

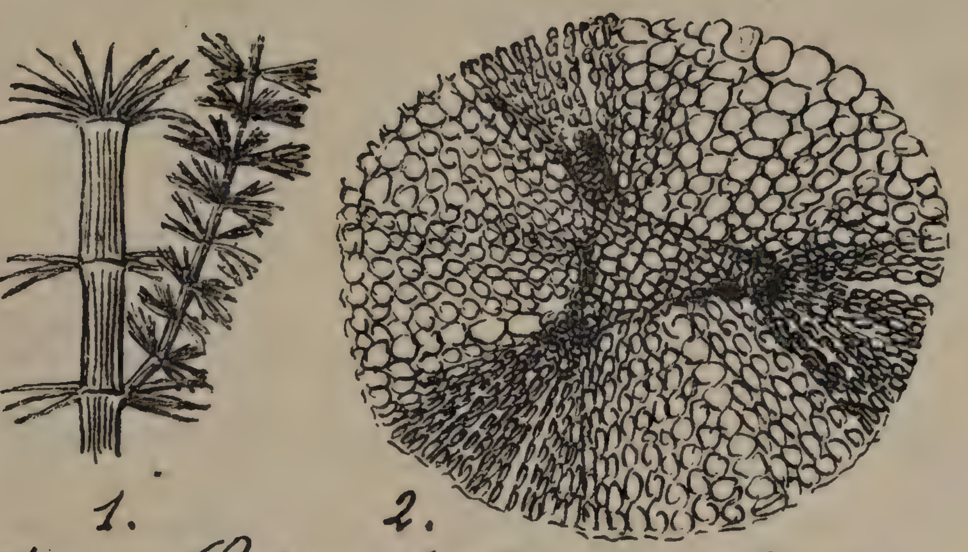
Peut-être représentent-elles un groupe intermédiaire entre les Ptéridophytes et les Gymnospermes. Peut-être sont-ce des Fougères à accroissement secondaire ? peut-être des Cycadinées à feuilles de Fougères.

On range parmi les Cycadofilicinées les Noeggerathia Sternberg, les Cladoxylon Unger du Carbonifère inférieur (Culm); Heterangium Corda, Lyginopteris Potonié, Calamopytis Unger, Medullosa Cotta dont les pétioles sont connus sous le nom de Myeloxylon Brongniart. (Voy. Potonié 1897-1899, et 1902, R. Zeiller 1900).

Sphénophyllées. – Le genre Sphenophyllum Brongniart, seul représentant de ce groupe disparu, appartient à la flore paléozoïque. Les Sphenophyllum étaient des plantes à tige grêle, ramifiée, portant sur des nœuds équidistants un verticille de feuilles cunéiformes, à bord supérieur denté, souvent laciniées longitudinalement. Il est possible que ces plantes aient vécu en partie submergées, mais leur mode de vie reste douteux.

Les tiges pourvues d'un faisceau ligneux primaire central, subissaient un accroissement secondaire avec un

bois centrifuge, une zone cambiale finalement annulaire et, à la périphérie, un liber concentrique. Tout cela avec des différenciations histologiques indiquant une organisation très avancée et peu compatible avec l'hypothèse de la vie aquatique.



1. 2.

Fig. 17. – Sphenophyllum : 1. – Tige et rameau de S. cuneifolium un peu réduit, d'après Zeiller. – 2. – Section transv. de tige du S. plurifoliatum (1×18) d'après Williamson et Scott.

Les épis sporangifères terminant les rameaux feuillés comprennent des verticilles successifs de feuilles concrescentes à leur base et portant à leur face supérieure plusieurs sporanges pédicellés; le pédicelle est parfois ramifié et porte alors deux sporanges. La paroi des sporanges est formée d'une seule assise de cellules, différenciées en partie, sans doute en vue de la déhiscence.

Fig. 18. – Coupe long.le schématique d'un fragment d'épi de Sphenophyllum cuneifolium, grossie. d'après Zeiller.

Les spores sont toutes semblables et les _Sphenophyllum_ paraissent bien être isosporés, malgré certains indices qui font penser à M. Renault qu'ils auraient deux sortes de spores.

Telles que nous les connaissons, avec cet appareil végétatif qui rappelle plus celui de certaines Dicotylédones (_Ceratophyllum_) que des Ptéridophytes, avec cet accroissement secondaire si nettement caractérisé, avec ces épis

sporangifères, ces plantes sont probablement des Filicinées ou des plantes voisines des Filicinées; mais nous pouvons dire que ce ne sont ni des Marattinées, ni des Fougères, ni des Hydroptéridées.

<u>Equisétinées</u>. _ Ptéridophytes chez lesquelles la plante verte asexuée possède une tige aérienne allongée, cylindrique pourvue, aux nœuds, de petites feuilles verticillées. Les feuilles sporangifères sont réunies en épis et forment (dans le seul genre actuel) une série de verticilles; elles sont différenciées et portent les sporanges à leur face supérieure ventrale. Elles sont isosporées ou hétérosporées.

<u>Equisétinées isosporées</u>.

Fam. unique <u>Equisétacées</u>. _ Plantes à rhizome souterrain étendu; tiges aériennes dressées, cylindriques, cannelées, à verticilles de feuilles très petites et concrescentes; feuilles de l'épi sporangifère en écusson; les sporanges d'origine sous épidermique, naissent à la face interne de l'écusson et sont protégés par lui.

Genre actuel unique <u>Equisetum</u>, avec 24 esp. dont 10 sont communes à presque tout l'hémisphère N. tempéré; la plus grande espèce actuelle est l'<u>E. xylochaeton</u> du Pérou dont la tige atteint 7 m. de haut avec 25 millim. de diamètre. M. Cormack (1893) a reconnu des vestiges de développement secondaire aux nœuds de la tige d'<u>E. maximum</u>.

<u>Les Equisétacées dans le passé</u>. _ Le genre <u>Equisetum</u> apparaît peut-être dans le Houiller avec <u>Equisetites Henningwayi</u> Kidston et <u>E. Monyi</u> Renault du Houiller de Commentry; on a donné à ces fossiles le nom d'<u>Equisetites</u> pour rappeler leurs ressemblances avec nos <u>Equise</u>-

-tum actuels, ils existent sûrement dans le Trias. E. arenaceum forme à lui seul des couches de houille dans le Keuper des Vosges et de la Forêt-Noire; on en connaît les tiges qui atteignent 20 Cm. de diamètre, avec les gaînes foliaires qui pouvaient comprendre jusqu'à 120 feuilles, des fragments de rhizomes avec la base des tiges et des épis sporangifères; on trouve des traces certaines de silicification dans les cellules de toutes les parties de ces plantes, tandis que les tiges et les feuilles des espèces vivantes sont seules imprégnées de silice. On trouve encore une espèce très grande, E. columnaris dans le Jurassique; mais, d'une manière générale, les espèces perdent successivement et rapidement leurs grandes dimensions. E. Lombardianum de l'Oligocène des environs de Nîmes est encore plus grand que toutes les espèces vivantes; on en observe çà et là, à peu près à tous les niveaux, jusqu'à l'époque actuelle.

Fig. 19.

Fragment d'un sommet de tige d'Equisetum arenaceum, du Trias avec 2 verticilles de feuilles. d'après Schimper.

Calamariées. — On considérait, il n'y a pas longtemps encore, les Equisétacées comme étant à peu près les mieux connues parmi les plantes fossiles; on ne s'appuyait malheureusement que sur la connaissance des formes extérieures qui ont avec nos Equisetum certaines

ressemblances ; mais on croyait pouvoir considérer comme appartenant aux mêmes plantes des organes qu'on ne trouvait pas en continuité les uns avec les autres, des tiges, des feuilles, des fragments de tiges feuillées parfois, et ça et là des organes reproducteurs isolés. De plus, ces organes étaient le plus souvent réduits à des empreintes sans qu'aucun d'eux eût conservé sa structure intime. La forme cannelée des tiges et l'insertion des feuilles à des niveaux (nœuds) rigoureusement déterminés, l'existence d'une grande lacune centrale semblaient justifier le rapprochement.

Des découvertes importantes, modifiant profondément la connaissance de groupes voisins, ont soulevé des doutes au sujet des Equisétacées fossiles ou des plantes considérées comme telles. Parmi ces tiges équisétiformes atteignant parfois un grand diamètre, connues sous le nom de Calamites Brongn ; on en a observé chez lesquelles une structure secondaire a succédé à la structure si caractéristique connue chez les Equisetum. On en a fait les Calamodendron Brongniart, Arthropitys Goeppert et Arthrodendron Scott (Calamopitys Williamson). Le développement secondaire y est le même, dans ses caractères essentiels, que chez les Gymnospermes et les Dicotylédones (Renault, Solms-Laubach).

Les Calamites (sensu lato) font leur apparition dans le Dévonien, atteignent leur maximum d'expansion dans le Houiller et s'éteignent à la fin de la période permienne.

Il est à peu près certain aujourd'hui que les Calamites à formations secondaires ne sont pas des Equisétacées ; mais il paraît logique d'en faire des Equisétinées. En effet, leur structure primaire les rapproche des Equisétacées plus que de tout autre groupe actuel et le

développement de tissus secondaires respecte leur organisation primitive ; la découverte faite par M. Cormack (v. p. 76) de traces de formations secondaires dans un Equisetum actuel donne une valeur nouvelle à ce rapprochement.

On réunit sous le nom de Calamariées ces Equisétinées paléozoïques, Calamites avec ou sans formations secondaires, Arthropitys, Calamodendron et Arthrodendron, Calamophyllites, Asterocalamites, etc.

Les Asterophyllites Brongniart sont des rameaux feuillés, munis aux articulations de verticilles de feuilles linéaires, uninerviées et libres, plus ou moins ascendantes, présentant parfois deux ramules, opposés par paires, aux articulations. Certains Asterophyllites paraissent avoir appartenu à des Arthropitys dont ils seraient les rameaux. D'autre part, les Asterophyllites se prolongent parfois en épis sporangifères, Calamostachys ou Palaeostachya, dont nous allons parler.

Fig. 20. - Asterophyllites equisetiformis d'après Zeiller.

Les Annularia Sternberg sont aussi des rameaux feuillés munis aux articulations de verticilles de feuilles parfois libres, parfois concrescentes en gaîne à leur base, ordinairement spatulées, fréquemment ramifiés ; feuilles, rameaux et ramules paraissent toujours étalés dans un même plan. On a trouvé des Annularia en rapport avec certains Calamites ; on les a vus aussi en

continuité avec des épis sporangifères du type Calamostachys dont il est temps de nous occuper.

Fig. 21.- Rameaux d'Annularia sphenophylloides ; d'après Zeiller.

Les épis sporangifères connus sous les noms de Calamostachys et de Palaeostachya sont les uns et les autres formés de verticilles de feuilles stériles et de verticilles de feuilles sporangifères alternant régulièrement. - Chez les Calamostachys Schimper, ces verticilles sont équidistants, le verticille fertile étant à égale distance des verticilles stériles supérieur et inférieur. Dans le Palaeostachya Weiss les verticilles fertiles naissent immédiatement au dessus des verticilles stériles.

Une partie au moins de ces épis sont hétérosporés. (Williamson et Scott 1895).

Il faut signaler encore pour en finir avec les Equisétinées, les Phyllotheca Brongniart qu'on observe depuis le Houiller supérieur jusqu'au Jurassique. Ils ont l'aspect d'Equisetum avec des feuilles concrescentes à leur base,

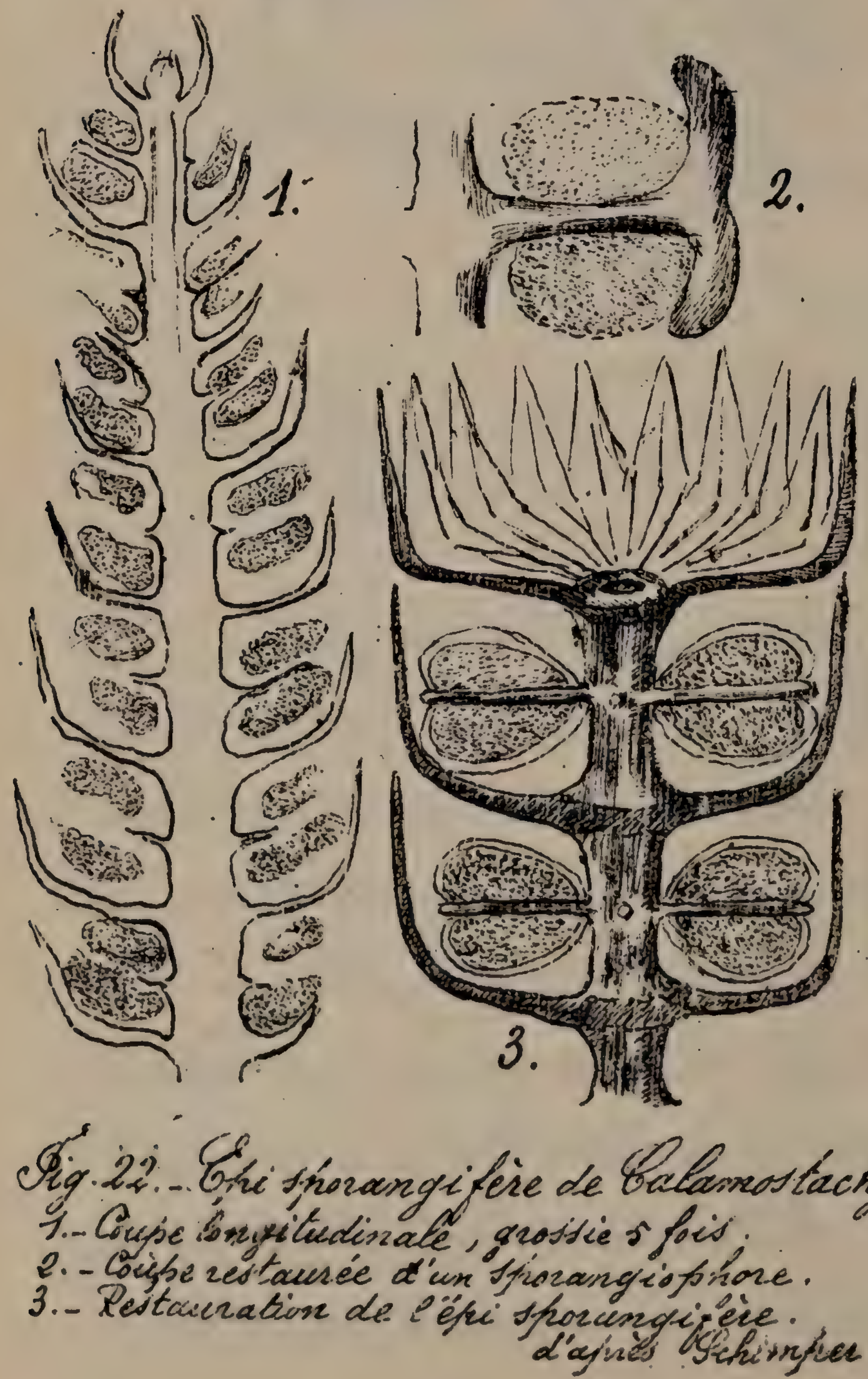


Fig. 22.- Épi sporangifère de Calamostachys.
1.- Coupe longitudinale, grossie 5 fois.
2.- Coupe restaurée d'un sporangiophore.
3.- Restauration de l'épi sporangifère.
d'après Schimper.

uninerviées. Les épis sporangifères portent des verticilles de feuilles à sporanges alternant plus ou moins régulièrement avec des verticilles de feuilles stériles (Schmalhausen 1879). On ignore si les Phyllotheca sont iso- ou hétérosporés.

D'autres épis sporangifères, moins bien connus encore, Macrostachya, etc, semblent devoir appartenir à des Equisétinées; mais on ne sait rien des plantes auxquelles ils ont appartenu.

Fig. 23. _ Palaeostachya
1 et 2. _ P. elongata. _ 1. Epis sporangifères portés par un rameau végétatif. _ 2. Portion d'épi montrant les feuilles stériles et les sporangiophores (d'après Renault). _ 3. portion d'épi restauré (d'après Zeiller).

En résumé, le groupe des Equisétinées, connu depuis l'époque dévonienne, a tenu une grande place dans la végétation des temps paléozoïques; il y a été représenté par une grande variété de formes, les unes de très grande taille, d'autres plus modestes, les unes avec, les autres sans accroissement secondaire, isosporées ou hétérosporées. Il perd brusquement beaucoup d'importance dès la fin de la période permienne et l'on peut croire qu'au début des temps secondaires, il était réduit au seul genre Equisetum qui survit de nos jours avec quelques espèces bien modestes, à

tout le groupe des Equisétinées.

Lycopodinées. – Ptéridophytes à tige ordinairement mince et allongée, ramifiée, à feuilles petites et simples, à tige rarement courte avec feuilles allongées (Isoetes). Racines à ramification toujours dichotome. Sporanges portés par des épis différenciés. Les sporanges naissent à la base de la face supérieure des feuilles. Elles sont isosporées ou hétérosporées. Dans le cas d'hétérosporie, les microspores ou androspores sont de moins en moins volumineuses par rapport aux macrospores ou gynospores.

Les Lycopodinées comptent dans le monde actuel 3 familles d'importance inégale, l'une isosporée (Lycopodiacées), les autres hétérosporées (Sélaginellacées, Isoétacées).

Lycopodinées isosporées.

Fam. des Lycopodiacées. – Appareil végétatif très varié suivant les genres; à tige très rameuse et feuilles petites dans le genre Lycopodium qui comprend la grande majorité des espèces de la famille.

Les Lycopodiacées comptent 4 genres: Phylloglossum Kunze, 1 esp., P. Drummondii, d'Australie et de la Nouvelle-Zélande. – Psilotum Swartz, 1 esp. des régions trop.les de l'hémisphère austral. – Tmesipteris Bernhardi, 1 esp. très variable (peut-être 5 esp.) d'Australie et de la Polynésie. – Lycopodium L., 95 esp. environ. Les Lycopodium appartiennent à toutes les régions naturelles du monde, à l'exception des plus sèches; certains atteignent les zones de végétation alpine; beaucoup vivent dans les forêts équatoriales et tropicales. Le genre Lycopodium est représenté en France par 6 espèces qui occupent d'ailleurs une

aire très étendue, la plupart se trouvant sur tout l'hémisphère boréal tempéré et froid, L. clavatum répandu sur toute la terre, même dans les zones montagneuses des régions tropicales.

Les Lycopodiacées dans le passé. – Tandis que les Ptéridophytes isosporées sont, dès leur origine, plus abondantes et plus variées que les Ptéridophytes hétérosporées, les Lycopodinées isosporées paraissent, dès le début, subordonnées aux Lycopodinées hétérosporées.

Les Lycopodiacées apparaissent probablement dans le Dévonien supérieur avec Lycopodites Milleri; les Lycopodites ne sont pas rares dans les terrains carboniférien et permien; on en a trouvé dans le Jurassique. Leur attribution au genre Lycopodium demeure douteuse, en l'absence d'épis sporangifères. – Les empreintes connues sous les noms de Psilotopsis Heer (tertiaire) et de Psilotites Goldenberg (houiller) sont avec des doutes très justifiés attribuées au genre Psilotum. Il en est de même de Psilophyton Dawson du Silurien supérieur et du Dévonien de l'Amérique du Nord.

En résumé, les Lycopodiacées semblent avoir une origine ancienne, mais n'avoir jamais tenu une place prépondérante ou même importante dans la végétation.

Lycopodinées hétérosporées.

Fam. des Sélaginellacées. – Le genre unique Selaginella a des tiges abondamment ramifiées, en apparence dichotomes. Feuilles petites. Épis de feuilles sporangifères produisant des macrosporanges vers leur base, des microsporanges vers leur sommet.

On ne connaît pas moins de 500 esp. de Selaginella répandues dans les stations en général très humides des

pays chauds. Quelques-unes cependant atteignent les pays tempérés-froids. S. helvetica Link est dans toutes les montagnes de l'Eurasie ; S. denticulata Koch dans la région méditerranéenne.

Les Sélaginellacées dans le passé. – Le genre Selaginella est-il représenté par des espèces fossiles? Le fait reste douteux pour la raison que nous avons donnée au sujet des Lycopodium. Peut-être pourra-t-on lui attribuer un jour avec plus de certitude Lycopodites primaevus, L. macrophyllus et L. Gutbieri du Carboniférien ; M. Zeiller a reconnu l'hétérosporie d'une forme fossile du Houiller supᵉ qui semble pouvoir être rapprochée des Selaginella. M. Bertrand en rapproche encore un Miadesmia du Houiller d'Angleterre, dont on ne connaît pas les sporanges.

Fam. des Isoétacées. – Elle comprend le seul genre Isoetes L. Plantes pérennantes, à tige bulbiforme très courte, entourée par la base élargie des feuilles très allongées, linéaires, atteignant dans quelques espèces (I. setacea) 10 cm. de long. La tige subit un faible accroissement secondaire. Sporanges nichés dans la gaîne foliaire, à la base des feuilles, les macrosporanges dans les feuilles infér.res produites chaque année, les microsporanges au-dessus ; la loge des macrosporanges est souvent recouverte par une sorte de voile, prolongement du limbe foliaire. Au dessus, se trouve une sorte de ligule.

Le genre Isoetes compte 62 esp., vivant submergées dans les eaux douces, à deux exceptions près (I. Duriæi et I. hystrix). Les Isoetes se trouvent surtout dans les pays tempérés, principalement de l'hémisphère boréal.

Les Isoétacées dans le passé. – Le genre Isoetes

n'est pas connu au delà du Crétacé inférieur (I. Choffati Saporta). On en connaît un petit nombre d'espèces tertiaires dont plusieurs ressemblent beaucoup à notre I. lacustris. — Peut-être convient-il de rapprocher des Isoétacées le Lepidocarpon décrit récemment par M. Scott. Il s'agit d'épis sporangifères unisexués, les uns se composant uniquement de feuilles à macrosporanges, les autres ne produisant que des microsporanges. Deux particularités les rendent particulièrement intéressantes. Il se forme 4 macrospores dans chaque macrosporange, mais un seul atteint son complet développement, ce qui marque une supériorité sur beaucoup d'autres Ptéridophytes hétérosporées. De plus, la feuille à macrosporanges enveloppe si bien le sporange qu'il demeure entouré par elle et se détache avec elle. C'est par là surtout que le Lepidocarpon se rattache aux Isoetes.

Fam.? des Lepidodendracées. — Groupe complètement disparu, représenté dans les terrains paléozoïques par deux types principaux Lepidodendron et Sigillaria.

Lepidodendron Sternberg. — Arbres à tronc cylindrique dichotome, dépassant 1m. de diamètre; feuilles spiralées ou verticillées, serrées, étroites, uninerviées, insérées à l'extrémité supérieure d'un coussinet foliaire losangique, laissant après leur chute une cicatrice régulière, toutes ces cicatrices disposées autour de la tige en séries obliques; feuilles longues de 1 à 15 cm.; le coussinet foliaire s'accroît après la chute des feuilles, sans changer de forme. On a découvert au dessus de l'insertion des feuilles, de petites ligules incluses comparables à celles que nous avons signalées chez les Isoetes.

Structure anatomique de la tige dominée par son accroissement en épaisseur (Witham 1833, Renault 1879). Une couronne de faisceaux libéro-ligneux centripètes, isolés dans le jeune âge, s'unissent latéralement en un cercle continu et gagnent même peu à peu le centre. C'est un accroissement primaire indéfini. Dans d'autres espèces, il se développe autour du bois primaire un bois secondaire plus ou moins tardif (Williamson 1889, Bertrand 1891). Il prend naissance au pourtour du bois primaire dans une zone cambiale interrompue d'abord, puis continue; le développement du bois secondaire est centrifuge. L'écorce, très épaisse, parfois creusée de grandes lacunes, parfois traversée par des faisceaux scléreux, subit aussi un accroissement secondaire, par le jeu d'un cambium centrifuge. Le tissu cortical secondaire peut former une couronne continue, avec des faisceaux scléreux épars. On connaît certainement plus de cent espèces de Lepidodendron.

Fig. 24. _ Cicatrices foliaires de Lepidodendron.

Les Lepidophloios Sternberg, Ulodendron Rhode, Halonia Lindl. et Hutton, Knorria Sternberg, et Lomatophloios Corda diffèrent des Lepidodendron par la forme de leurs cicatrices foliaires et par leur mode de ramification. Ils sont aussi en partie monoxylés.

Les appareils sporangifères des Lépidodendracées sont connus sous le nom de Lepidostrobus. Ils

forment des épis plus ou moins allongés, atteignant parfois 30 cm. de long, à feuilles imbriquées, serrées, donnant à l'épi l'aspect d'un cône de Conifère, les macrosporanges en bas, les microsporanges en haut. Les sporanges sont toujours à la face supérieure de la feuille sporangifère lancéolée linéaire; chaque feuille ne porte qu'un sporange. Le sporange s'ouvre par une fente latérale; sa paroi est formée de deux couches de cellules. Chaque macrosporange produit 4 macrospores sphériques; les microspores sont tétraédriques.

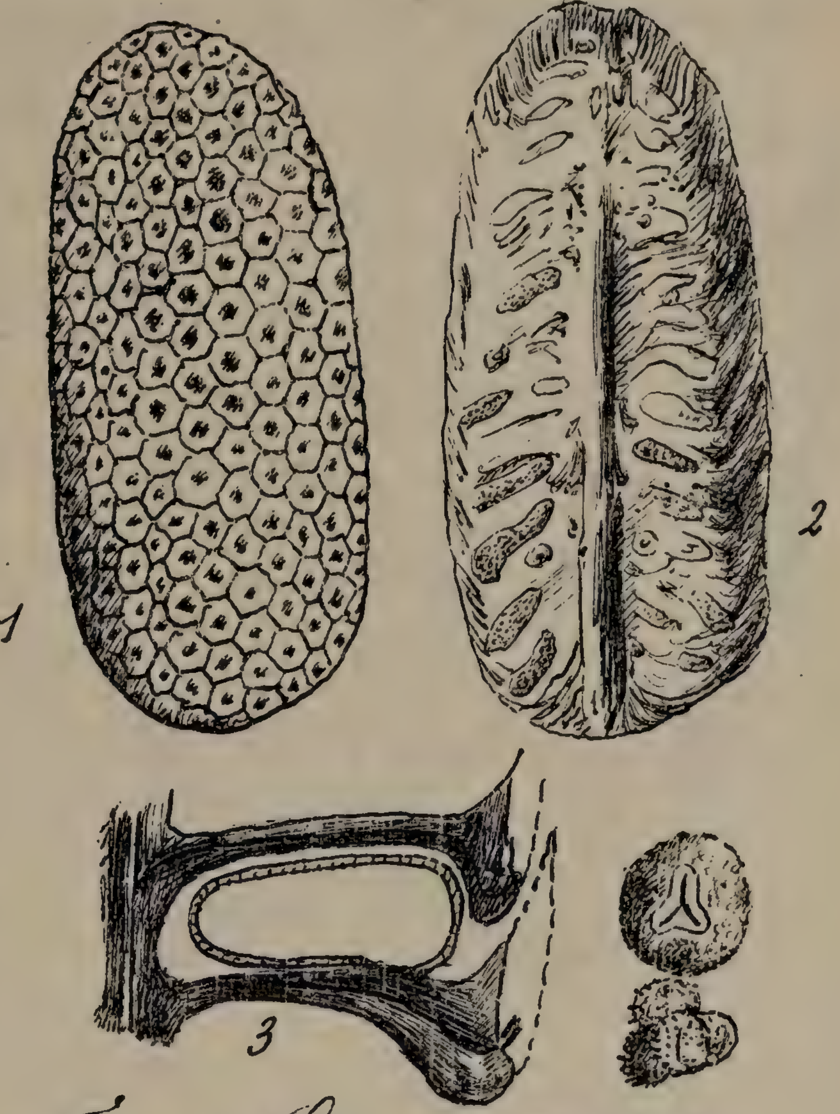


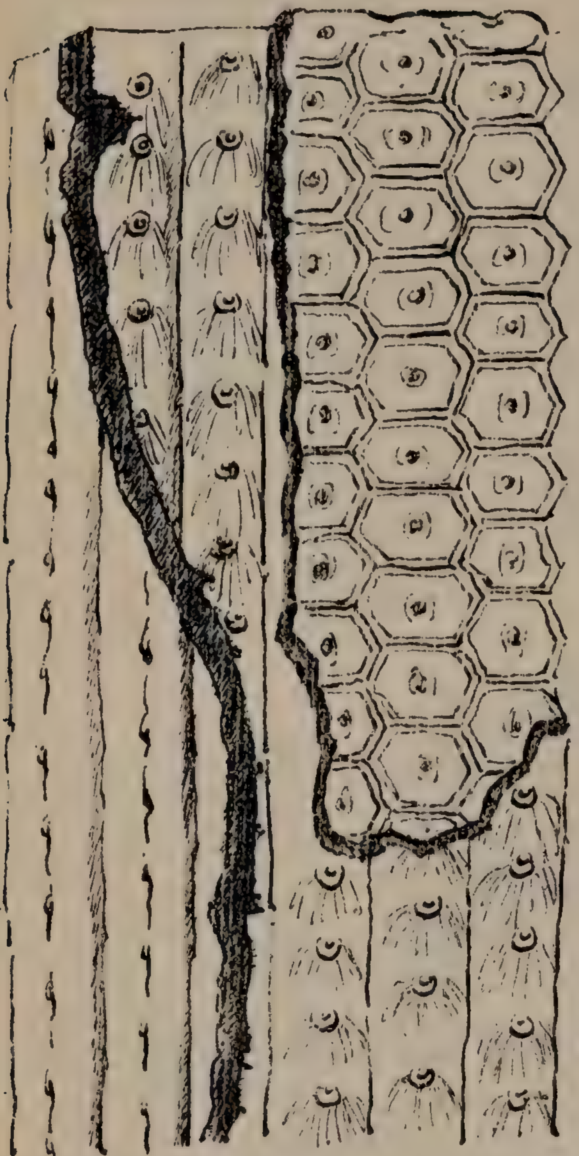
Fig. 25. - Lepidostrobus Dabadianus.
1. - Épi complet, vu extérieurement, montrant la cicatrice laissée par la chute du limbe de la feuille.
2. - Coupe longitudinale.
3. - Restauration.
d'après Schimper.

La plupart des Lépidodendracées apparaissent dans le Carboniférien inférieur (Culm) et ne dépassent pas le Houiller supérieur. Les Knorria seuls sont connus dès le Dévonien supérieur.

Sigillaria Brongniart, avec Stigmaria Brongniart, Stigmariopsis Grand'Eury et Sigillariostrobus

Arbres atteignant 1m.70 de diam. à la base et une grande hauteur, à peu près toujours sans ramification. Dans le cas où elle existe, la ramification est dichotomique. Tige marquée de sillons longitudinaux séparant les

séries régulières de cicatrices foliaires hexagonales. Feuilles très longues (Sigillariophyllum), très étroites, semi-cylindriques, serrées les unes contre les autres vers le sommet de la tige, laissant après leur chute des cicatrices hexagonales avec une petite cicatricule circulaire centrale correspondant au faisceau, deux petites cicatricules latérales, en croissant, correspondant aux lacunes aérifères et peut-être aussi à des canaux sécréteurs. Au-dessus de la cicatrice du faisceau, un petit orifice au fond duquel est la ligule. (voy. p. 85). Les tiges de Sigillaria ne laissent plus voir de cicatrices foliaires vers leur base qui était probablement plongée dans l'eau, mais seulement des cicatrices géminées; on en a fait les Syringodendron. Les premières feuilles ne se montrent que plus haut; elles ont dû être courtes, peut-être même réduites à des écailles.



1.

2.

Fig. 26. – 1. Sigillaria tessellata Brongniart montrant la surf. ext.re avec les coussinets et cicatrices foliaires, l'écorce et la surface du bois dépouillé de l'écorce.
d'après Schimper
2. – Cicatrice foliaire.
d'après Zeiller.

Structure anatomique. – Les Sigillaria sont diploxylés comme les Lepidodendron. La moelle est entourée par une couronne continue de faisceaux primaires. Il se forme à leur périphérie un anneau de bois secondaire centrifuge interrompu seulement par d'étroits rayons médullaires.

Le cambium forme un anneau complet en dehors du bois secondaire. C'est une structure très comparable à celle des Lepidodendron, mais avec un bois primaire moins développé et un bois secondaire très précoce. L'écorce s'épaissit de la même manière que celle des Lepidodendron.

Les tiges des Sigillaria se présentaient d'abord sous la forme d'un énorme bulbe sur des rhizomes horizontaux s'étendant autour de la base de la tige, et à une

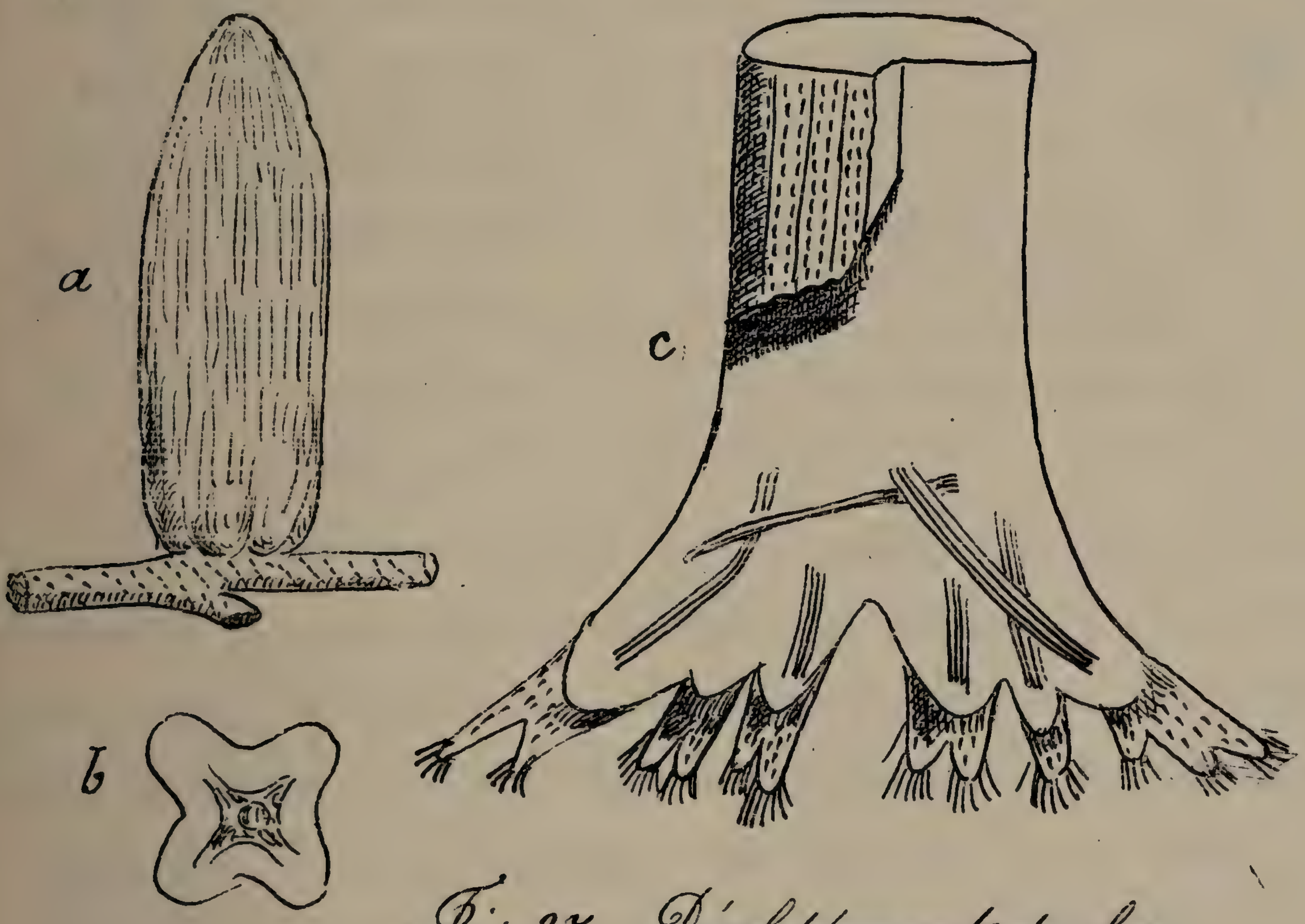


Fig. 27. – Développement de la tige de Sigillaria. – a. formation de la tige bulbeuse sur le rhizome (Stigmaria). – b. projection des 4 premières racines en croix. – c. la souche (Syringodendron) avec les racines dichotomes et leurs radicelles.

d'après Grand'Eury.

faible profondeur sous l'eau ou dans la vase. Ces bulbes se développaient vers le haut en une tige de Sigillaire, tandis que vers le bas ils se ramifiaient en 4 branches

présentant les caractères des Stigmaria. Les Stigmaria sont donc de vrais rhizomes, bifurqués, dichotomes, capables de demeurer longtemps sans donner naissance à une tige aérienne, atteignant parfois 10 m. de longueur. La tige d'abord bulbiforme qui s'y développait s'en affranchissait plus ou moins en formant 4 grosses racines plongeantes, à diamètre rapidement décroissant, se divisant ensuite par dichotomie. M. Grand'Eury leur a donné le nom de Stigmariopsis. Les Stigmaria sont marqués de cicatrices circulaires disposées en quinconce et ombiliquées au centre; on y trouve parfois, attachés encore, des appendices fusiformes, charnus, avec un faisceau axile; ces appendices sont tous de même longueur ou à peu près (jusqu'à 15 cm. de long.), rarement bifurqués.

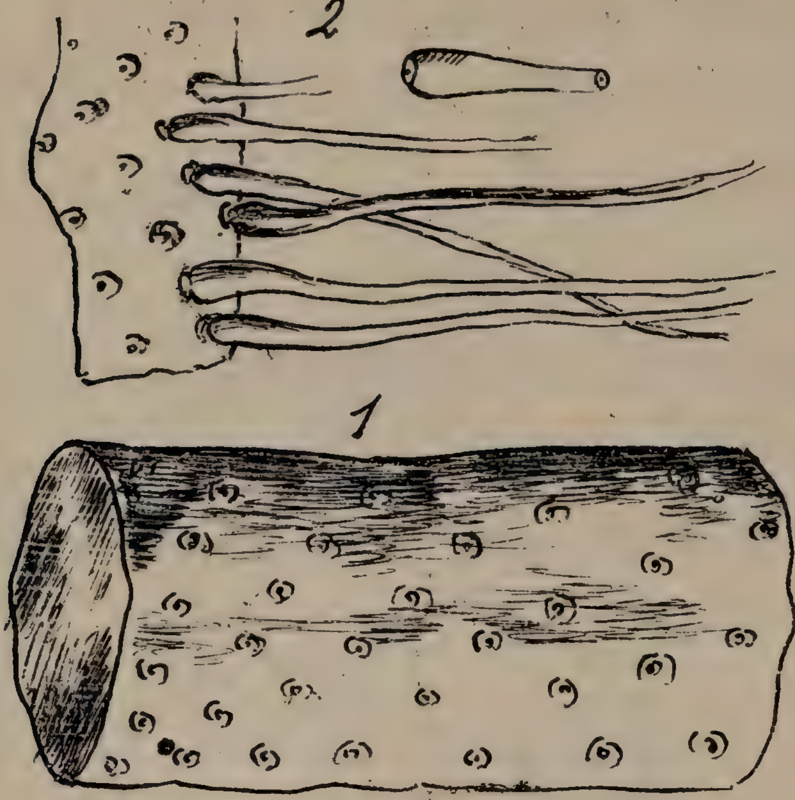


Fig. 28. - Stigmaria
1.- Fragment réduit à $\frac{1}{5}$
2.- Mode d'insertion des appendices (pneumatophores?) d'après Schimper.

Organes reproducteurs. — Il est très rare qu'on les trouve attachés aux tiges des Sigillaria. Il semble que les rameaux latéraux de ces arbres se soient normalement différenciés en épis sporangifères (Sigillariostrobus Schimp.) On en trouve les cicatrices sur les troncs, même très gros; ils sont souvent insérés à un même niveau, comme autour d'une sorte de nœud. Ils semblent avoir été longuement pédonculés et s'être désarticulés très facilement. Le

pédoncule est presque toujours feuillé et présente parfois des cicatrices qui, par l'identité de leur forme, ne laissent plus de doute sur leur attribution aux Sigillaria.

Feuilles sporangifères disposées en verticilles alternants autour de l'axe, rétrécis à la base. Les macrosporanges paraissent avoir été surtout à la partie inférieure de l'épi, les microsporanges vers le haut.

1

2

Fig. 29. – 1. Sigillariostrobus pedicellifolius, d'après Grand'Eury. – 2. Fragment d'épi restauré, gr. nat., d'après Zeiller.

Les Sigillaria apparaissent dans le Dévonien supérieur, atteignent le maximum de leur développement dans le Houiller et s'étendent jusqu'au Permien inférieur.

En résumé, à côté de végétaux très voisins des Lycopodinées actuelles, qui jouent un rôle secondaire dans les végétations antérieures à notre époque, les Lépidodendracées ont tenu une place très importante dans la végétation des temps paléozoïques. Elles semblent représenter une série de formes comparables aux Lycopodinées actuelles les plus élevées en organisation, aux Isoétacées en particulier. Ce groupe ne nous laisse deviner aucune forme qu'on puisse considérer comme ayant pu être l'origine des autres. La paléobotanique nous fait connaître une nombreuse série de formes qui n'existent pas dans la nature

actuelle, mais ne nous apprend rien sur l'origine des Lycopodinées.

<u>Conclusions</u>. — Pas plus que les Thallophytes, les Bryophytes, les Characées et les Ptéridophytes fossiles ne nous ont révélé le secret de leurs origines. Dès que nous les voyons apparaître, nous leur trouvons des formes comparables aux formes actuelles, ne manifestant aucune infériorité par rapport aux formes vivantes; pour plusieurs groupes même nous devons reconnaître que les termes les plus anciens qui nous soient connus représentent les formes les plus parfaites que ces groupes aient possédé au cours de leur existence. Les groupes disparus semblent appartenir surtout aux formes les plus élevées que les Ptéridophytes aient réalisées.

Chapitre IV.

Végétaux Phanérogames.

Sommaire. – Végétaux Phanérogames. Gymnospermes. – Cordaitées – Cycadinées : Cycadacées, Bennétitées. – Salisburiées. – Conifères : Taxacées, Araucariacées, Taxodiacées, Cupressacées, Abiétacées. Origine des Conifères de l'hémisphère boréal. – Gnétacées. – Conclusions.

Chez les Phanérogames comme chez les Ptéridophytes, les sporanges sont en relation avec les feuilles ; mais les feuilles sporangifères, toujours réunies en rameaux différenciés, sont elles-mêmes plus différenciées en général qu'elles ne le sont chez les Ptéridophytes.

Toutes les Phanérogames sont hétérosporées ; les microsporanges et les macrosporanges sont produits par des feuilles différentes. La forme des feuilles et la position relative des sporanges varient. Ils sont à la face inférieure (microsporanges de la plupart des Gymnospermes), ou supérieure (micro- et macrosporanges des Angiospermes) ou bien ils

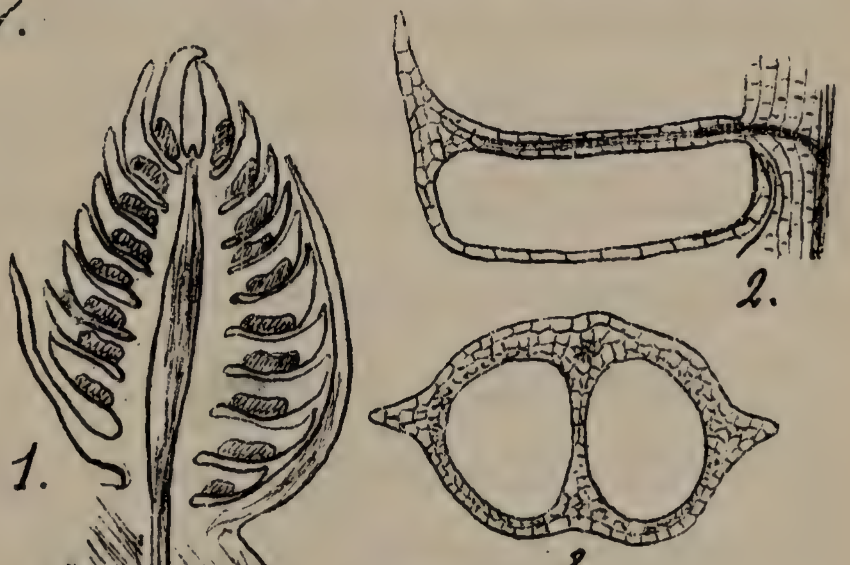


Fig. 30. – 1- épi de microsporanges du Pin ; 2.- feuille à microsporanges ; 3.- la même coupée en travers montrant les deux microsporanges. d'après Strasburger.
4.- microspore d'après Van Tieghem.

sont latéraux (macrosporanges des Cycas).

Dans chaque macrosporange (nucelle) il y a une seule macrospore (sac embryonnaire) capable de produire plusieurs archégones comme chez les Ptéridophytes (Gymnospermes) ou un seul archégone. Chez les Angiospermes un œuf unique se développe sans même qu'un archégone se différencie; la macrospore y aboutit ordinairement à la production et au développement d'un seul œuf (oosphère).

Les macrosporanges ne sont pas mis en liberté comme chez les Ptéridophytes; les macrospores ne subissent pas de période de repos entre le moment où elles sont formées et celui où elles sont prêtes pour la fécondation.

Chez les Phanérogames, le macrosporange (nucelle) est indissolublement lié par des liens anatomiques à la plante qui le produit. Cette plante continue à nourrir la macrospore, le prothalle, le ou les embryons; l'embryon fécondé, et plus ou moins développé, subit une période de repos, qui peut être longue, avec les réserves qu'il a accumulées et les téguments qui le protègent (graine).

Dans chaque microsporange, il y a plusieurs microspores; on les a nommées grains de pollen. Le microsporange a été appelé sac pollinique et la feuille à microsporanges est l'étamine ou feuille staminale. Les éléments fécondants ne sont pas mis en liberté mais sont portés jusqu'au sommet de la macrospore et conduits (par le tube pollinique) jusqu'au voisinage immédiat des œufs.

Les caractères fournis par les macrosporanges et par les microsporanges, par l'organisation et l'évolution des organes sexués et des embryons marquent nettement l'infériorité des Gymnospermes par rapport aux Angiospermes. Pour

continuer à suivre la marche que nous avons adoptée, c'est donc par les Gymnospermes que nous devons commencer. Or, il se trouve que les Gymnospermes ont aussi apparu bien avant les Angiospermes.

Gymnospermes.

Phanérogames chez lesquelles les feuilles reproductrices sont ordinairement groupées en épis simples, parfois complexes (feuilles femelles des Abiétacées) parfois plus ou moins isolées (feuilles femelles des Cycas, des Salisburiées et Taxacées). La feuille à macrosporanges porte un ou plusieurs macrosporanges (nucelles) protégés par un ou deux téguments nés à leur base, demeurant ouverts au sommet. Le macrosporange produit une macrospore (sac embryonnaire). Le prothalle (endosperme) la remplit; les archégones, peu nombreux, se développent à sa partie supérieure. L'embryon ou les embryons fécondés se nourrissent aux dépens du prothalle accru. Les microsporanges (sacs polliniques) forment de nombreuses microspores (grains de pollen); le prothalle de la microspore est réduit à un petit nombre de cellules, 1 à 3 dans les termes vivants du groupe. La cellule mère des éléments fécondants n'en forme que deux; ce sont des noyaux, ciliés dans quelques cas (anthérozoïdes des Cycas, Zamia et Ginkgo), non ciliés ailleurs. — Végétaux à vie aérienne.

Des représentants très anciens des Ptéridophytes présentent divers caractères qui permettent de les considérer comme supérieurs à plusieurs familles du même groupe apparues successivement. On peut croire que les Ptéridophytes ont subi une décadence lente au point de vue de

l'organisation en même temps qu'elles ont tenu de moins en moins de place dans le monde. Plusieurs groupes en ont complètement disparu. — Les Gymnospermes apparaissent plus tard que les Ptéridophytes; les Cordaites ne se montrent pas avant le Dévonien, mais ils atteignent bien vite leur maximum de développement et se maintiennent, plus ou moins misérablement, peut-être jusqu'au Crétacé moyen. En tout cas, on ne retrouve plus rien à partir de cette époque qui puisse leur être attribué. C'est le seul groupe important de Gymnospermes qui soit complètement éteint.

Cordaitées. — Cordaites Unger. — On s'étonnait autrefois de ne trouver ni feuilles ni rameaux de Conifères dans les couches houillères, bien qu'on y ait reconnu une quantité de bois auxquels on donnait le nom d'Araucaroxylon où l'on voyait, avec raison, des bois de Gymnospermes. On ne croyait à aucun lien possible entre ces bois et les feuilles allongées qu'il y a 20 ans encore, Goeppert classait sans hésitation parmi les Monocotylédones. Les graines nombreuses qu'on trouvait avec ces feuilles devenaient, aux yeux des paléobotanistes, des graines de Palmiers. Brongniart avait pourtant montré, dès 1849, qu'elles appartenaient à des Gymnospermes. La question n'en resta pas moins sans solution jusqu'au moment où M. Grand'Eury l'aborda (1877). Les résultats définitifs auxquels il arriva furent confirmés par les remarquables études de M. Renault sur les fossiles silicifiés des environs d'Autun (1879) et de Brongniart sur les graines silicifiées (1881).
De sorte que les Cordaitées qui formaient avant 1877 l'ensemble le plus problématique peut-être parmi les végétaux

fossiles, représentent aujourd'hui l'un des groupes les mieux connus.

Les Cordaites étaient de grands arbres de 30 à 40 m. de haut, à couronne irrégulière surmontant un fût élevé ; branches et rameaux terminés par des bouquets de feuilles disposées en séries spiralées ; feuilles à base large, laissant sur la jeune tige une cicatrice transversale ; nervures nombreuses, serrées les unes contre les autres, parallèles, divisées çà et là ; la structure anatomique en est connue jusqu'aux moindres détails. Racines formant une souche irrégulièrement ramifiée, à branches courant plus ou moins parallèlement à la surface du sol comme chez les Conifères actuelles.

Fig. 31. – 1. Rameau de Cordaites.
2. – Base de la tige et système de racines.
d'après Grand'Eury.

Le groupe des Cordaitées, mieux connu que les autres, ne l'est pourtant que par quelques exemples. Les épis sporangifères que M. Renault a fait connaître appartiennent sûrement à un petit nombre d'espèces, et d'autres espèces peuvent

avoir une organisation très différente. Les Cordaitées formaient, peut-être, un groupe aussi varié que les Conifères; si nous ne connaissions les Conifères que par une ou deux espèces, par le Taxus par exemple et une autre espèce quelconque, nous en aurions une connaissance très incomplète. La variété de forme des graines de Cordaites suffit à établir la variété du groupe.

Les Cordaitées sont des Gymnospermes voisines des Salisburiées par leurs épis mâles; des Cycadacées par leurs épis femelles, des Conifères par leur structure anatomique. En somme, elles sont intermédiaires entre les Cycadinées et les Conifères.

Structure anatomique. - Racine. - Écorce très développée; liège épais. L'ensemble des faisceaux libériens et ligneux primaires occupe le centre; autour, faisceaux libéro-ligneux secondaires avec rayons médullaires; bois à vaisseaux aréolés, larges, à plusieurs rangées de ponctuations.

Tige. - Le développement des tissus de la tige était le même que chez nos Conifères actuelles. Ces tiges ont été décrites sous les noms de Pinites Witham, Araucarites Goeppert, Cordaixylon Grand'Eury; le bois en a la structure du bois des Agathis, des Araucaria et de toutes les Conifères anciennes, remarquable par ses vaisseaux aréolés très larges, à plusieurs rangs de ponctuations. L'écorce est parenchymateuse avec des fibres de sclérenchyme. La moelle a été décrite sous le nom de Sternbergia ou d'Artisia Sternberg (1821); elle est marquée de sillons transversaux; elle est formée de cellules parenchymateuses ponctuées. Les Cordaites ont possédé des canaux sécréteurs. Les cicatrices foliaires sont transversales, larges comme la base des feuilles, nettement mar-

quées sur les rameaux (Cordaicladus Grand'Eury); elles laissent voir la trace nette des faisceaux libéro-ligneux. Il y avait, plus tard, formation d'une écorce crevassée par l'action d'un cambium cortical situé dans la zone interne du parenchyme cortical.

Feuilles. – Elles avaient, suivant les espèces, de 2 cent. à 1 m. de long. et jusqu'à 20 cm. de largeur; oblongues lancéolées ou lancéolées-linéaires, à base élargie; nombreuses nervures peu saillantes, à cause du grand développement du parenchyme. La feuille est coriace et souvent déchirée, tailladée sur les bords. Faisceaux libéro-ligneux remarquablement conservés; ils ont la structure des faisceaux foliaires des Conifères vivantes. M. Grand'Eury distingue les espèces de Cordaites entre trois séries d'après la forme des feuilles: Eucordaites, à feuilles spathulées obovales-elliptiques ou lancéolées, arrondies au sommet, entières, coriaces, longues de 20 à 60 cm.; Dorycordaites, à feuilles lancéolées, pointues, de 40-50 cm.; Poacordaites, à feuilles étroites, linéaires, obtuses au sommet, de 40 cm. environ.

Épis sporangifères (Cordaianthus Grand'Eury). – Les épis sporangifères sont unisexués, mais ils sont réunis en grappes d'épis mâles et d'épis femelles, voisins les uns des autres; on trouve souvent les grappes en continuité avec les rameaux et les branches sur lesquelles elles se sont développées. Les grappes ne sont pas exactement à l'aisselle des feuilles. Peut-être l'écartement qu'on constate est-il dû à un accroissement intercalaire postérieur à leur première apparition. Dans la grappe chaque épi, court, est formé de petites bractées disposées en spire et protégeant des fleurs nues.

Épis sporangifères mâles. — Les feuilles à microsporanges (étamines) sont réunies en épis autour d'un axe plus ou moins allongé; feuilles stériles à la base, puis feuilles sporangifères mâles, alternant plus ou moins régulièrement avec des feuilles stériles. Les feuilles sporangifères portent à leur sommet 5 à 6 microsporanges dressés. Microspores ovoïdes avec tégument externe finement réticulé. Le contenu en est divisé comme celui des microspores des Cycadacées et des Conifères; mais il y a chez les Cordaïtées, tout un massif de cellules polyédriques qui constituent probablement un prothalle mâle plus développé que celui des Gymnospermes actuels. Les microspores ont été observées en place et aussi au sommet du macrosporange dans la chambre pollinique

Fig. 32. — Cordaianthus pitcairniae. Rameau de Cordaites portant des ramules couverts l'un de courts épis mâles (a), l'autre de graines (b).
d'après Grand'Eury.

Épis sporangifères femelles. — Les feuilles à macrosporanges sont réunies en épis autour d'un axe plus ou moins allongé, entremêlées aussi de feuilles stériles; vers le haut de l'épi, les feuilles à macrosporanges sont entremêlées, sans régularité, à de feuilles stériles. Chacune porte un macrosporange pédicellé, droit, avec deux téguments, formant un ovule orthotrope, comme chez les Gnétacées. L'enveloppe du macrosporange (nucelle) forme par

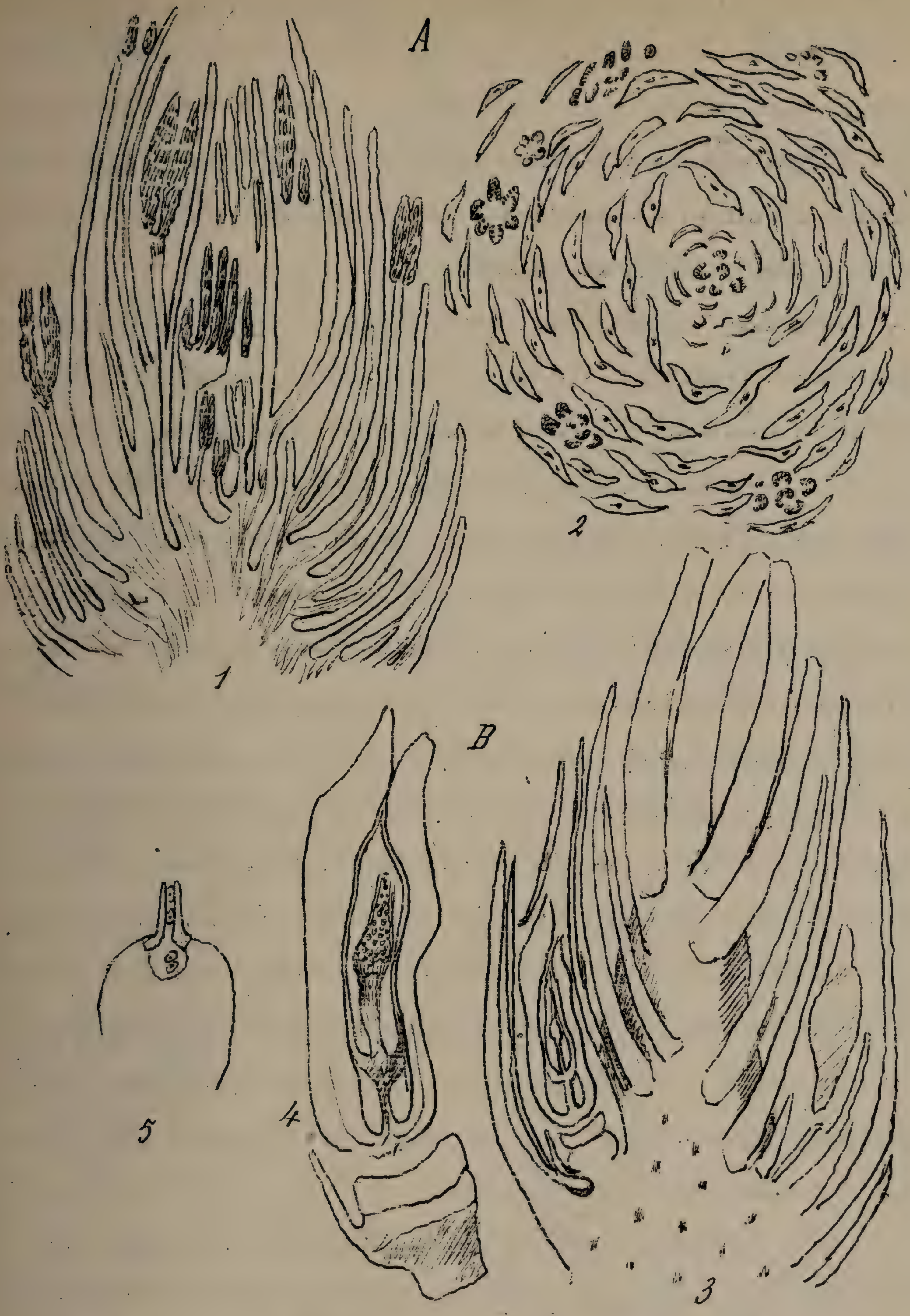


Fig. 33. – A. Cordaianthus Penjoni : 1. Coupe longitudle du sommet de l'épi mâle ; 2. Coupe transversale du même. – B. Cordaianthus Williamsoni : 3. Coupe longitudinale du sommet de l'épi femelle ; 4. Macrosporange grossi de la figure précédente avec ses téguments ; 5. Macrospore avec deux microspores dans le canal de l'archégone. d'après Renault.

résorption une chambre pollinique au-dessus de la macrospore; M. Renault y a vu des microspores. La macrospore elle-même avec son contenu, n'a pas été observée sur place, c.à.d. dans l'épi. Peut-être son évolution était-elle lente comme cela arrive chez beaucoup de Gymnospermes actuelles. Après la fécondation l'axe de l'épi s'allongeait.

Graines.- On trouve en abondance, au milieu des couches à Cordaites des graines qui, pour n'être pas en rapport anatomique avec les organes végétatifs, n'en paraissent pas moins sûrement leur appartenir. La macrospore, développée à la suite de la fécondation et passée au repos (graine), est portée par un pédoncule. Les graines ont un tégument double, l'interne charnu, l'externe dur; l'embryon est droit. On observe assez souvent les restes du nucelle, le sac embryonnaire avec son prothalle (endosperme), et, assez éloignés les uns des autres comme chez les Cycadacées, les œufs dont on distingue encore le contenu granuleux. La chambre pollinique est toujours très développée. Ces graines ont été étudiées avec soin par Brongniart (1881); on les a connues sous les noms de Sarcotaxus, Taxospermum et Cordaispermum Brongniart, de Rhabdocarpus Goeppert et Berger, Diplotesta Grand'Eury. Le pédicelle de la graine a été rarement conservé à l'état fossile.

On ne peut pas douter de l'existence des Cordaites dans le Dévonien (Dawson). Ils sont très répandus dans tout le Carboniférien; ils sont encore dans le Permien. Jusqu'à quelle époque se montrent-ils? - Peut-être certains Noeggerathiopsis Feistmantel du Rhétien leur appartiennent-ils; peut-être aussi les Yuccites Schimper et Mougeot du Trias et du Jurassique; peut-être encore les Artisia du Lias, les Peil-

denia et différents fossiles du Crétacé leur seront-ils rattachés un jour avec certitude.

Cycadinées. – Gymnospermes dont les feuilles à macrosporanges, réunies en épis ou isolées (Cycas) sont ouvertes, de telle sorte que les macrosporanges ne sont protégés que par leurs téguments. La tige, cylindrique, ne se ramifie pas d'ordinaire; elle est couronnée par un bouquet de grandes feuilles végétatives pennées, alternant avec des écailles; accroissement secondaire suivant le type habituel chez les Dicotylédones et les Conifères, mais avec cette différence, très importante, que chez les Cycadinées la zone génératrice a une activité limitée à quelques années; elle est remplacée successivement par plusieurs assises génératrices d'origine péricyclique. Feuilles à macrosporanges isolées (Cycas) autour de la tige comme les feuilles végétatives; feuilles sporangifères le plus souvent réunies en gros épis distincts atteignant 30-40 cm. de long. Macrosporanges latéraux, microsporanges nombreux à la face inférieure dorsale des feuilles de l'épi. Le macrosporange a deux téguments avec lesquels il forme un ovule orthotrope. Prothalle (endosperme) produisant plusieurs archégones (corpuscules); plusieurs embryons peuvent commencer à se développer; mais finalement un seul évolue. Arrivé à la période de repos (maturité de la graine) il possède plus de deux jeunes feuilles. La microspore a un prothalle très réduit; on connaît les anthérozoïdes qu'on a vus encore contenus dans le tube pollinique d'un Zamia (Weber 1897) et d'un Cycas (Ikeno 1898).

Fam. (actuel^t unique) des Cycadacées. – Les Cycadacées, peu nombreuses aujourd'hui (75 esp. environ), sont confinées dans les zones tropicales et subtropicales du mon-

de entier. Elles se répartissent entre 9 genres et 2 tribus; la tribu des Cycadées ne comprend que le genre Cycas (16 esp.). Parmi les Zamiées, Zamia, Ceratozamia, Dioon et Microcycas sont américains; Encephalartos, Stangeria, Macrozamia et Bowenia appartiennent, avec les Cycas, à l'ancien monde, y compris l'Australie.

Les Cycadacées dans le passé. – Elles ont été nombreuses; mais on les connaît surtout par des frondes détachées du tronc, par des tiges dépouillées de leurs feuilles ou par des épis floraux dont les connexions avec les tiges et les feuilles nous échappent; de telle sorte que leur histoire garde un caractère particulièrement problématique. Les frondes surtout ont servi, provisoirement, à classer les Cycadacées fossiles.

Les Cycadacées apparaissent vers la fin de l'époque houillère; elles y sont rares et signalées seulement par un petit nombre d'empreintes de feuilles. Très abondantes dans les terrains triasiques et jurassiques de toute l'Europe, elles se montrent, à cette époque, identiques aux Indes et en Europe; puis elles se retirent peu à peu du N. au S.. Elles disparaissent des régions arctiques pendant la période crétacée; on les trouve encore ça et là dans le sud de l'Europe jusqu'au Miocène; puis il n'y en a plus de traces au N. de la Méditerranée.

Parmi les Cycadacées connues seulement d'après la forme des feuilles, certaines semblent se rapprocher beaucoup des genres actuels et leur appartiennent peut-être. C'est par elles que nous commencerons (Heer, Fliche, Nathorst 1902).

Cycadites Sternberg et Cycas O. Heer du Culm peut-être, du Trias supérieur sûrement, jusqu'à la fin des temps secondaires. Cycas Steenstrupi Heer, du Crétacé moy. au Groënland.

Zamites Brongniart (sensu lato), comprenait autrefois toutes les feuilles fossiles de Cycadacées rappelant celles des Zamia ; on en faisait une trentaine d'espèces. On en a séparé un Zamia infra-crétacé auquel il faut joindre peut-être Zamiophyllum Ettingshausen de la même époque, deux Encephalartos du Crétacé moyen et de l'Oligocène, un Ceratozamia du Miocène. Ce sont les seules feuilles qui puissent, avec quelque degré de certitude, être rapprochées des feuilles des Cycadacées actuelles. Les Zamites, réduits par les attributions précédentes, sont nombreux encore du Trias au Crétacé.

Glossozamites Schimper, Crétacé inférieur. — Podozamites F. Braun, toute la série secondaire. — Otozamites F. Braun, du Trias au Wealdien. — Dictyozamites Oldham, du Lias et du Jurassique. — Ptilophyllum Morris, du Jurassique (du Bengale). — Sphenozamites Brongniart, du Permien au Jurassique supérieur. — Sewardia Zeiller, Jurassique supr. — Plagiozamites Zeiller, du Houiller supérieur et du Permien. — Noeggerathia Sternberg, du Houiller supérieur ; formes bien douteuses dont on a déjà séparé une partie pour les attribuer à d'autres groupes. — Pterophyllum Brongniart, du Houiller supérieur au Crétacé moyen. — Dioonites Miquel, du Rhétien au Crétacé moyen. — Pterozamites Schimper, du Rhétien au Jurassique moyen. D'autres sont très douteux comme Nilssonia Brongniart etc.

Peut-être que certains Zamites, Glossozamites et Otozamites appartiennent aux Bennétitées (Voy. ci-après)

Tiges. — On a décrit un certain nombre de tiges rappelant exactement celles des Cycadacées et, parmi elles, quelques-unes, à structure conservée, en possèdent aussi les caractères anatomiques. Sauf exception (Bucklandia

Presl), elles sont beaucoup plus petites que nos Cycadacées actuelles. Presque toutes appartiennent à la série du Lias et des terrains jurassiques. Quelques autres tiges fossiles, Poroxylon Renault, Cycadoxylon Renault et Ptychoxylon Renault paraissent appartenir à des Cycadacées ou à des végétaux voisins, mais on n'a pour les déterminer, que les caractères anatomiques de tiges isolées (Bertrand et Renault 1887); ce sont, pour le moment, des données très incomplètes.

Organes reproducteurs. – Epis sporangifères mâles.

Fig. 34. – A. Cycadospadix Hennoquei Feuille femelle avec une graine et l'insertion d'une graine tombée, d'après de Saporta.
B. Beania gracilis. Portion d'épi femelle avec plusieurs feuilles portant chacune deux macrosporanges, d'après Renault.

Les Androstrobus Schimper et Lepidanthium Schimper sont incontestablement des épis mâles de Cycadacées; mais

c'est tout ce qu'on en peut dire.

Feuilles ou épis sporangifères femelles. — Schimper a donné le nom de Cycadospadix à des feuilles à ramification pennée comme les feuilles ovulifères des Cycas, portant la cicatrice des ovules et même un ovule en place. Les Cycadospadix trouvés à côté des feuilles de Cycadites, dans les dépôts jurassiques, appartenaient sans doute à ces végétaux. Les Zamiostrobus et Beania Carruthers sont des épis ressemblant beaucoup à ceux des Zamiées et en particulier des Encephalartos actuels; ils sont courts, formés de grosses feuilles portant deux graines ou une seule par avortement; on les a observés ça et là, du Lias inférieur à l'Oligocène, sans qu'on ait été assez heureux pour les trouver en connexion avec les feuilles des Zamiées auxquelles ils appartiennent sûrement.

Graines. — Les Cycadinocarpus Schimper et Cycadeospermum Saporta sont des graines ressemblant à celles des Cycadacées et en particulier des Zamiées, souvent mêlées aux feuilles, mais sans connexions reconnues.

En résumé, les Cycadacées fossiles, connues d'une manière générale, ne le sont pas dans le détail, à cause du défaut de connexion entre les feuilles, les tiges, les épis mâles ou femelles, les graines qu'on trouve assez abondamment. Un petit nombre d'espèces peuvent être considérées comme très rapprochées des formes actuelles, par ex., Cycas Steenstrupi Heer, du Crétacé moyen du Groenland, Encephalartos Gorceixianus Saporta de l'Oligocène de l'archipel grec et un Ceratozamia du Miocène de Styrie.

__Bennétitées__. – On connaît dans le Jurassique, particulièrement en Angleterre et en Amérique, des troncs fossiles couverts de bases de feuilles, qu'on rapprochait autrefois sans hésitation des Cycadacées. Quelques-uns, silicifiés, ont été favorables à l'étude anatomique. Elle a été entreprise par Carruthers (1867) avec l'aide de R. Brown. On les réunit sous le nom de __Cycadoidea__ Buckland. – Les __Cycadoidea__ ont le port des Cycadacées, avec les bases des feuilles persistantes et leurs troncs relativement gros et courts; comme les Cycadacées, ils ont des canaux sécréteurs, dans la moelle et dans l'écorce. Ils se distinguent toutefois des Cycadacées par plusieurs caractères importants qui ont déterminé Carruthers à les désigner sous le nom collectif de Bennétitées. Signalons entre autres différences: 1° celles que révèlent les organes reproducteurs que nous allons étudier; 2° la présence de poils écailleux à la base des feuilles, comme ceux des Fougères, au lieu de poils cylindriques formant une bourre, comme chez les Cycadacées; 3° la feuille ne reçoit qu'un faisceau libéro-ligneux; il se divise seulement dans le pétiole et y subit des divisions multiples. Il y en a deux dans toutes les Cycadacées actuelles; mais ces différences anatomiques ont peu d'importance si on les compare à celle qu'ont pour nous les organes reproducteurs.

On connaît les fruits du __Bennetites Morierei__ Saporta et Marion et ceux du __B. Gibsonianus__ Carruthers; l'étude des premiers a été faite par de Saporta et par M. Lignier (1894); celle des seconds par M. de Solms-Laubach (1890). M. G. R. Wieland a fait connaître (1899-1901) la structure de l'appareil reproducteur mâle du __Cycadoidea ingens__.

<u>Organes femelles</u>. – Ils constituent des cônes terminaux qui, avec leur enveloppe de bractées, atteignent 10 cent. de longueur. Ils sont constitués par un axe épais terminé brusquement en réceptacle bombé. L'épi développé autour de cette base, plus ou moins ovoïde ou subsphérique, est protégé par des feuilles écailleuses serrées les unes contre les autres, de même structure que les feuilles végétatives, mais beaucoup plus courtes. De la partie supérieure du réceptacle bombé, s'élève un <u>faisceau de pédoncules</u> serrés les uns contre les autres, avec un épiderme, un faisceau libéro-ligneux central et un parenchyme intermédiaire. Entre les pédoncules, d'autres organes plus épais (bractées?) semblent avoir formé une masse plus ou moins concrescente autour des pédoncules. Les pédoncules portent à leur sommet une graine; on y reconnaît un embryon droit, avec deux gros cotylédons, une radicule et une gemmule; le parenchyme du cotylédon est parfois conservé ainsi que le faisceau de l'axe avec ses deux rameaux cotylédonaires et même la trace de six faisceaux dans chacun des cotylédons. Il n'y a pas d'endosperme. Le tout est entouré d'un tégument multiple. L'embryon res-

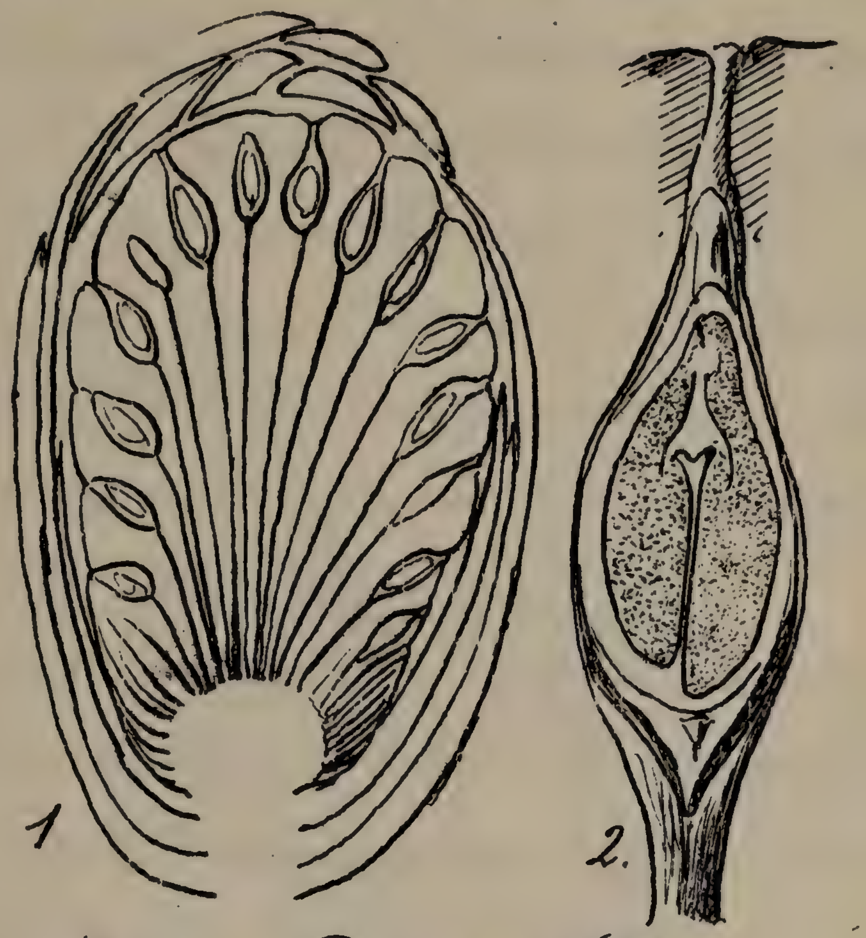


Fig. 35. – Bennetites Gibsonianus
1. – Cône restauré.
2. – Graine avec le sommet de son pédoncule d'après Solms-Laubach.

semble à celui de beaucoup de végétaux Dicotylédones. Il paraît certain que les pédoncules séminifères avec les bractées qui les entourent immédiatement représentent des rameaux de second ordre sur l'axe de l'épi. Par là les Bennetites se rapprocheraient des Conifères.

Les épis femelles connus sous le nom de Williamsonia Carruthers paraissent devoir être rattachés aussi aux Bennétitées, sans doute avec certaines feuilles, Zamites, Anomozamites, Otozamites et d'autres confondues souvent avec les Cycadacées.

L'appareil reproducteur mâle du Cycadoidea ingens semble aussi avoir été terminal par rapport à une tige (Wieland 1899-1901). Il se compose d'un axe conique, bientôt arrêté dans son évolution, autour duquel se développent 12-20 feuilles à microsporanges. Le pétiole de la feuille à microsporanges atteint 10 Cm. de longueur; enroulées en crosse vers l'intérieur avant leur complet épanouissement, elles portent à droite et à gauche une vingtaine de folioles enroulées aussi vers l'intérieur dans le jeune âge; les plus voisines de la base et du sommet sont courtes et demeurent stériles, les moyennes qui sont les plus longues, atteignent de 1 à 5 Cm. de long.; entre ces deux extrêmes, il y a tous les intermédiaires, de sorte que la feuille à microsporanges du Cycadoidea ingens rappelle une feuille de Fougère ou de Marattiacée. Les folioles les plus petites ne portent pas de sporanges; quelques-unes, un peu plus longues, en portent un ou un petit nombre; les plus longues n'en portent pas moins de 20 à 30, suspendus de part et d'autre de la nervure et serrés les uns contre les autres. La couronne de feuilles à microsporanges est protégée extérieurement par une série de bractées régulièrement imbriquées et couvertes de poils d'où les feuilles à microspo-

ranges émergent au moment de leur complet épanouissement. Les microsporanges rappellent ceux des Marattia par leur structure (paroi formée d'une couche de cellules palissadiques à parois épaisses), par leur déhiscence lon-

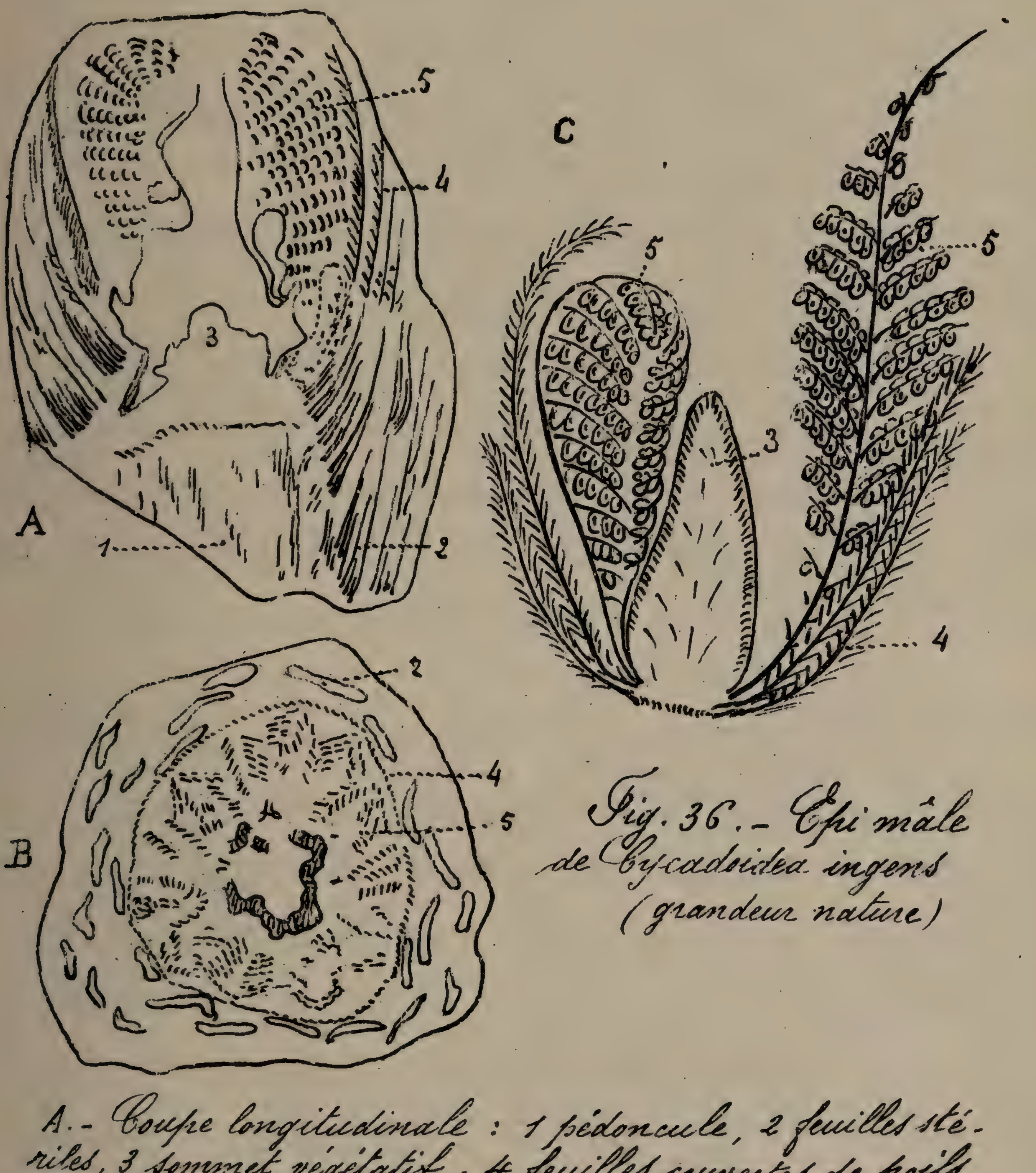


Fig. 36. - Epi mâle de Cycadoidea ingens (grandeur nature)

A.- Coupe longitudinale : 1 pédoncule, 2 feuilles stériles, 3 sommet végétatif, 4 feuilles couvertes de poils, 5 feuille sporangifère couverte de microsporanges.
B.- Coupe transversale du même.
C.- Restauration du même. (d'après G.R. Wieland).

gitudinale, par la disposition des cellules mères des microspores à leur intérieur.

Suivant M. Wieland, l'appareil reproducteur du Cycadoidea représenterait une forme archaïque, ancestrale, représentant, par cet ensemble de feuilles à micro-

sporanges réunies en verticilles autour d'un axe, le seul exemple connu d'une disposition que les *Cycas* actuels réalisent au point de vue des feuilles à macrosporanges.

Pour le moment, on peut penser que les Bennétitées ont la valeur d'une famille à côté des Cycadacées. On peut les définir de la manière suivante :

Bennétitées : Epi femelle toujours différencié ; feuilles mâles isolées autour du sommet.

Cycadacées : Epi mâle toujours différencié ; feuilles femelles parfois isolées (*Cycas*).

Toutes les formes comprises aujourd'hui sous le nom de Bennétitées ne remontent pas au-delà du Trias sup.r Leur plus grand développement paraît avoir correspondu à l'époque infra-crétacée. Rien ne les rappelle dans le monde actuel, si ce n'est les Cycadacées.

Salisburiées. Saporta.

— Les Salisburiées constituent dans le monde actuel un petit groupe, ordre ou famille, souvent réuni aux Conifères de la famille des Taxacées, mais qui mérite d'en être distingué aussi bien par son organisation que par l'histoire de son développement.

On ne connaît dans le monde vivant qu'un représentant des Salisburiées, le *Ginkgo biloba* L., arbre de la Chine et du Japon, où il est cultivé, mais où il ne paraît plus exister à l'état spontané. Il est fréquent dans les jardins de l'Europe ; c'est l'un des survivants les plus précieux des flores anciennes. Ses feuilles ont une forme et une nervation très particulières. Les différences signalées jadis entre les Taxacées et le *Ginkgo* ont été confirmées par la découverte des anthérozoïdes faite par

M. Hirasé (1897) dans les microspores du Ginkgo.

Les Salisburiées dans le passé. — Si, comme cela paraît probable, le Saportaea Fontaine et White du Westphalien supérieur du Canada doit être simplement réuni aux Ginkgo, c'est au Houiller supérieur que remontent ces végétaux, sinon, c'est au Permien (Autun, Russie); quoi qu'il en soit, ils se retrouvent dans les terrains jurassiques (régions arctiques), crétacés et tertiaires et décroissent jusqu'à nos jours, en réduisant successivement l'aire d'extension du genre. On a observé des Ginkgo fossiles dans les points les plus divers de l'hémisphère nord; à l'époque tertiaire, ils occupaient encore les régions arctiques. Mais le genre Ginkgo (incl. Saportaea) n'est peut-être pas le plus ancien du groupe. On peut citer encore divers autres genres, distingués surtout par la forme de leurs feuilles; ce sont suivant l'ordre de leur apparition:

Whittleseya Newberry, du Carbonif. infr (Culm) des États-Unis, très voisin des Ginkgo. — Ginkgophyllum de Saporta, 3 esp., du Houiller supérieur et du Permien. — Dicranophyllum Grand'Eury, du Houiller supérieur; genre dont l'attribution laisse des doutes, ce que l'on sait des organes reproducteurs marquant des différences appréciables avec ceux du Ginkgo. — Trichopitys de Saporta, du Permien (Lodève) et du Jurassique moyen et supérieur; on en connaît, mais très imparfaitement, des épis sporangifères. — Rhipidopsis Schmalhausen (incl. Psygmophyllum Schimper) du Permien (Russie) et de la base des terrains jurassiques. — Baiera F. Braun, du Permien au Crétacé supérieur, peut-être même au Tertiaire. On en connaît les épis sporangifères (fleurs) mâles. — Czekanowskia Heer,

du Rhétien (Scanie) et du Jurassique. — Ginkgodium Yokoama, de l'Oolithe inférieur (Japon), très voisin des Ginkgo. — Phaenicopsis Heer, du Jurassique moyen (à réunir peut-être aux Baiera).

En résumé, les Salisburiées, apparues à la fin des temps paléozoïques, atteignent leur maximum de développement à l'époque jurassique, puis deviennent de moins en moins nombreuses et réduisent de plus en plus leur aire d'extension jusqu'à nos jours. On a signalé le Ginkgo adiantoides Unger comme la forme ancestrale probable du G. biloba. Peut-être même n'en diffère-t-elle pas. Le G. adiantoides a été trouvé dans les terres circumpolaires et en Italie.

Conifères

Conifères. — Gymnospermes dont les feuilles à macrosporanges sont réunies en épis (cônes) plus ou moins développés (Pinus, Abies, Cedrus) de plus en plus réduits (Thuja, Cupressus, Callitris), parfois même à une seule feuille sporangifère, toutes les autres étant stériles. La structure des épis à macrosporanges est, d'ailleurs, plus complexe que chez les Cycadacées et paraît comparable à celle des appareils femelles des Bennétitées. Les macrosporanges, protégés par leurs téguments, naissent à leur face dorsale. — Les feuilles à microsporanges sont réunies en épis simples; les microsporanges sont à leur face infér^re^ dorsale. On n'y connaît pas d'anthérozoïdes différenciés et munis de cils.

Les macrosporanges, macrospores, prothalle, archégones, et les jeunes embryons présentent les mêmes caractères généraux que ceux des Cycadinées.

La tige a un accroissement secondaire indéfini et

se ramifie abondamment; les feuilles sont simples.

Les Conifères constituent au moins un ordre avec plusieurs familles qui se rangent de la manière suivante, d'après l'ordre de leur apparition, telle que nous la connaissons : 1. Araucariacées (incl. Walchiées); 2. Taxodiacées; 3. Cupressacées; 4. Abiétacées; 5. Taxacées.

Distribution actuelle. – Ils comprennent 40 g. vivants avec 350 esp. seulement, dont 70 Pinus et 20 Abies. C'est un nombre relativement faible, mais il s'y trouve un grand nombre d'espèces sociales et la plupart sont de grands arbres. Pour ces deux raisons les Conifères contribuent puissamment au caractère du paysage. Ils sont particulièrement développés sur l'hémisphère boréal, y forment une ceinture continue, dépassent en certains points le cercle polaire. Leurs limites méridionales sont déterminées en partie par les régions désertiques de l'Asie centrale et de l'Amérique du Nord; mais, grâce aux montagnes qui couvrent une partie des ces continents, les Conifères s'étendent beaucoup plus loin vers le Sud. Ils occupent le bassin méditerranéen, se trouvent encore en petit nombre jusque sur les hauteurs de l'Atlas, de l'Abyssinie et au pays des Somalis. En Amérique, ils atteignent, vers le sud, le 34e parallèle, sur les montagnes de la Californie. En Asie, les Conifères s'étendent de la Chine et du Japon aux Philippines et par là à l'archipel de la Sonde.

Peu abondants dans l'hémisphère austral, ils sont pourtant assez nombreux en certains points de l'Australie, de l'Archipel malais et jusqu'à la Nouvelle-Zélande. En Afrique, on en trouve un petit nombre à

Madagascar et au Cap. En Amérique, ils atteignent un développement important le long de la chaîne des Andes, surtout au Sud de l'Equateur; quelques espèces seulement habitent vers le Sud-Est du continent américain, les plateaux du Brésil.

En somme, les Conifères occupent très peu de place dans les flores tropicales et manquent complètement dans les steppes et les déserts.

En leur qualité d'espèces ligneuses, ils habitent, naturellement, les régions dont le climat favorise le développement de la végétation ligneuse et où les pluies sont abondantes.

Dans l'hémisphère boréal, le nombre des espèces est faible, celui des individus énorme. C'est autour du Pacifique, à l'Ouest de l'Amérique, à l'Est de l'Asie et de l'Australie qu'on observe la plus grande variété de formes.

Les Abiétacées ne sont que dans l'hémisphère nord; les Araucariacées ne sont que dans l'hémisphère sud. Les Taxodiacées, les Cupressacées et les Taxacées occupent très inégalement les deux hémisphères.

<u>Les Conifères dans le passé</u>. — Les Conifères, réduits aux familles que nous avons nommées, c'est-à-dire débarassés des Cordaitées et des Salisburiées, qu'on leur réunit parfois, n'apparaissent pas avant les débuts de l'époque permienne. Très développés dans les terrains jurassiques et crétacés, ils gardent une grande importance durant toute la période tertiaire; on y reconnaît de bonne heure des types génériques et peut-être même spécifiques inséparables des types actuels.

Les diverses familles de Conifères apparaissent à des époques très différentes; l'histoire de chacune d'elles a

une marche si indépendante qu'il convient de les étudier individuellement. En outre, elles occupent dans le monde actuel, en particulier sur l'hémisphère nord, une place considérable, et offrent dans leur distribution actuelle comparée à leur évolution dans le passé, des particularités qui en justifient l'étude détaillée.

Famille des *Taxacées*. – Il convient de commencer par elle, non qu'elle soit la plus ancienne, il s'en faut, mais en raison des ressemblances qu'elle présente avec les Salisburiées. – Feuilles sporangifères femelles concrescentes avec la bractée et ne portant qu'un ovule. Pas de cône ; graines entourées d'une arille.

Il est particulièrement intéressant de comparer la distribution actuelle de cette petite famille avec ce qu'on sait de son développement dans le passé. Composée actuellement de sept genres principaux dont seul, *Taxus* est actuellement sur tout l'hémisphère boréal ; les autres sont confinés dans l'extrême-orient (Chine et Japon) ou dispersés dans l'hémisphère austral. – *Saxegothea* (*S. conspicua* Lindley), monotype ; Andes de Patagonie. – *Dacrydium* (13 esp., y compris *Microcachrys*) ; Archipel malais, Nouvelle-Zélande, Tasmanie ; espèces en général très localisées et manifestant tous les caractères de l'endémisme par survivance. – *Phyllocladus* Richard, compte 3 espèces localisées l'une en Tasmanie, la seconde à Bornéo, la troisième à la Nouvelle-Zélande. – *Cephalotaxus* Siebold et Zuccarini, 4 esp. réunies en Chine et au Japon, et assez voisines par leurs caractères pour qu'on leur attribue une origine commune. – *Podocarpus* L'Hér., 40 esp. de l'extrême-Orient et des régions tempérées

de l'hémisphère austral, y compris l'Amérique. – Torreya Arn., 4 esp., deux de l'Amérique du Nord, deux de Chine et du Japon. – Taxus L., 6 à 8 esp. très voisines les unes des autres et paraissant se rattacher à une même souche. Tous les pays tempérés de l'hémisphère boréal.

Les Taxacées dans le passé. – Elles n'apparaissent avec certitude que dans les dépôts crétacés et tertiaires.

Taxus est peut-être dans le Trias et le Rhétien (Taxites Brongniart); il est sûrement dans le Tertiaire. – Torreya apparaît dans l'Infra-Crétacé de l'hémisphère nord, y compris le Groenland, et se développe dans le Tertiaire. Le T. nucifera, actuellement localisé au Japon, a été reconnu dans les couches pliocènes de France. – Cephalotaxus apparaît dans l'Infra-Crétacé des Etats-Unis (Cephalotaxopsis Fontaine). – Podocarpus est aussi dans l'Infra-Crétacé de l'Amérique du Nord (Nageiopsis Fontaine), se continue dans le Crétacé et le Tertiaire. – Phyllocladus a été observé à partir du Crétacé moyen de l'Amérique du Nord.

Fam. des Araucariacées (incl. Walchiées). – Se distinguent surtout par leur ovule unique renversé sur le milieu de la feuille qui est, d'ordinaire, très développée. Famille ancienne ne comprenant aujourd'hui que les deux genres Agathis (Dammara) et Araucaria, tous les deux à aire disjointe et répandus seulement sur l'hémisphère austral, avec plusieurs espèces étroitement localisées:

Agathis comprend 4 espèces; Araucaria en compte une dizaine, endémiques par survivance au Brésil (A. brasiliana Lambert), au Chili (A. imbricata Pavon), à l'Est de l'Australie (A. Bidwillii Hooker), dans

la petite île de Norfolk (A. excelsa R. Br.), à la Nouvelle Calédonie (A. Cookii R. Br.), etc., uniquement dans l'hémisphère sud.

Le genre Cunninghamia R. Br., souvent classé parmi les Araucariacées, paraît avoir mieux sa place parmi les Taxodiacées.

Les Araucariacées dans le passé. — Les Walchiées ont complètement disparu du monde actuel. Leurs affinités avec les Araucariacées sont un peu douteuses, car on n'en connaît pas assez les fleurs.

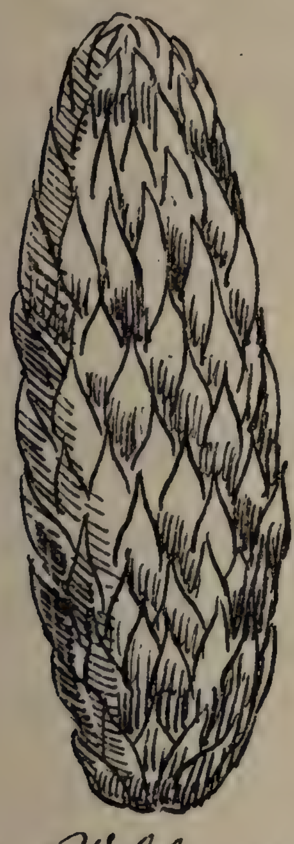


Fig. 37. — Walchia piniformis. Épi reproducteur (fruit?) du Permien de Lodève. d'après nature.

Walchia Sternberg apparaît vers le sommet du Stéphanien, caractérise le Permien... Cônes (très probablement femelles) occupent le sommet de rameaux latéraux; écailles disposées en spire autour de l'axe, minces et effilées à l'état jeune, elles se développaient plus tard, devenaient plus fortes et plus larges. On ne connaît pas les graines, mais des cônes pourvus de toutes leurs écailles et quelques-uns dépouillés, laissant voir un axe cylindrique solide, comme celui du cône des Abies (J. Bergeron, Bull. de la Soc. géol. de Fr., 3e sér., XII, avec 2 pl.). — Gomphostrobus Marion, du Permien, considéré par son auteur comme un Conifère prototypique, confinant aux Lycopodinées.

Il faut probablement ranger à côté des Walchia: Ulmanniana Göppert (Pachyphyllum de Saporta part.)

du Permien, et _Pagiophyllum_ Heer du Trias et de l'Infra-Crétacé.

Parmi les Araucariacées proprement dites: _Albertia_ Schimper et Mougeot du Trias, voisin peut-être des _Dammara_; _Cyparissidium_ Heer, affinités douteuses, du Rhétien au Crétacé; _Araucaria_ apparaît dans le Jurassique et se développe, en Europe, jusqu'au Tertiaire; _Pseudo-araucaria_ Fliche, Infra-Crétacé de l'Argonne; _Dammara_, signalé avec doute dans le Crétacé supérieur du Groenland par Heer, observé avec certitude dans le Crétacé et le Tertiaire de la Nouvelle-Zélande; _Cunninghamites_ Sternberg, Crétacé supérieur, connu seulement par les rameaux, affinités douteuses, peut-être Taxodiacée; _Doliostrobus_ Marion, voisin des _Dammara_, tertiaire.

En résumé, les _Araucaria_ seuls nous donnent quelques indications sur les migrations de cette famille.

On trouve aussi ça et là des bois présentant les caractères des _Agathis_ et des _Araucaria_; connus sous le nom d'_Araucarioxylon_, ils appartiennent peut-être à cette famille.

Fam. des _Taxodiacées_. — Bractée très distincte des carpelles, portant 2-8 ovules, dressés ou recourbés. Strobiles à écailles peltées ou imbriquées; feuilles alternes. — Famille ancienne comprenant aujourd'hui 7 genres, pour l'un desquels au moins l'attribution à cette famille laisse de l'incertitude; c'est le genre _Cunninghamia_. — Les genres monotypes _Sciadopitys_ et _Cunninghamia_, endémiques, le premier au Japon, le second dans la Chine méridionale

subtropicale ne nous sont pas connus avec certitude à l'état fossile. — Arthrotaxis Don avec ses trois espèces confinées en Tasmanie, n'est pas non plus connu à l'état fossile. — Les genres Sequoia Endlicher et Taxodium Richard, sont représentés actuellement chacun par deux espèces étroitement localisées, les Sequoia (S. gigantea Torrey et S. sempervirens Endlicher) dans les montagnes de la Californie, le Taxodium distichum Richard dans les marais du Bas-Mississipi, le T. Mexicanum Carrière dans les hautes montagnes du Mexique. Ce sont de très grands arbres, qu'on peut considérer comme les survivants directs des espèces fossiles. — Le Cryptomeria Japonica, espèce unique du genre, localisée au Japon, paraît être le survivant des Cryptomeria tertiaires. — Les deux espèces de Glyptostrobus, confinées en Chine, paraissent être aussi les survivants d'espèces tertiaires.

Les Taxodiacées dans le passé. — Voltzia Brongniart et Schizolepsis F. Braun apparaissent dans le Permien; les premiers disparaissent dès le Trias; les seconds s'étendent jusqu'au Lias. — Swendenbergia Nathorst, Cheirolepis Schimper, Sphenolepidium Heer et Brachyphyllum Brongniart apparaissent dans le Rhétien; le premier n'est pas connu plus tard; le second s'étend jusqu'au Lias; le troisième au Crétacé supérieur, le quatrième au Crétacé. — Sequoia, Glyptostrobus et Arthrotaxopsis Fontaine apparaissent dans l'Infra-Crétacé; les deux premiers genres se continuent jusqu'à nos jours. Des Sequoia fossiles ont été rencontrés dans les régions arctiques, dans le nord de l'Asie et de l'Amérique, dans toute l'Europe, dans le sud de la France (dépôts plio-

cènes de Meximieux, d'Armissan, etc.). Les Sphenolepidium et Geinitzia Heer semblent rapprochés des Sequoia. Glyptostrobus occupait toutes les terres arctiques, le nord

Fig. 38.- Voltzia heterophylla rameau (grès bigarré d'Alsace). d'après nature.

Fig. 39.- Sequoia. a.- jeune rameau de S. Langsdorfi Heer.- b.. jeune branche effeuillée de S. Coultsiae.- c. deux fruits du même. d'après O. Heer.

de l'Asie et l'Europe; on l'a trouvé dans les dépôts pliocènes de Meximieux près de Lyon.
- Geinitzia appartient au Crétacé moyen et supérieur.
- Cunninghamia apparaît dans le Crétacé supérieur.
- Taxodium et Cryptomeria ne sont pas connus avant les formations éocènes. Taxodium distichum var. miocenicum occupait toutes les terres arctiques, le Canada et les Etats-Unis du nord, toute l'Europe; on

l'a trouvé dans le Pliocène de Meximieux.

Fig. 40.- Taxodium distichum, var. miocenicum.
a et b.- rameaux
c.- fruit d'après Schenk.

Fam. des Cupressacées.- Feuilles opposées ou verticillées, même dans les épis reproducteurs; ovules droits; fruits (strobiles) formés d'écailles peltées; graines ailées. Famille très naturelle, avec 7 genres (compris dans un sens large) répartis entre deux tribus: Actinostrobées avec les genres Callitris, Thujopsis, Libocedrus et Thuja; Cupressées avec Cupressus, Chamaecyparis (Retinospora Zuccar.) et Juniperus.

La tribu des Actinostrobées est elle-même très naturelle. La distribution des espèces vivantes qu'elle comprend est instructive. Le genre Libocedrus Don est l'un des plus intéressants par la discontinuité de son aire; on en trouve une espèce dans les montagnes de Californie, entre 38° et 41° de latitude N., une au Yun-Nan (Chine méridionale), une à la Nouvelle-Calédonie, deux à la Nouvelle-Zélande, deux au Chili. Leurs caractères les rapprochent pourtant assez pour ne laisser aucun doute sur l'unité du genre. Seul L. macrolepis Kurz a été distingué sous le nom de Calocedrus, parce qu'il a un port de Thuja que n'ont point les autres.- Callitris Ventenat compte 18 esp.; il se comporte à peu près comme le précédent quant à sa distribution, mais les variations spécifiques en sont assez grandes pour que

les espèces éparses dans une aire très disjointe, soient considé-rées par quelques observateurs comme des sous-genres ou des genres ayant eux-mêmes des aires continues dans l'aire commune disjointe. Endlicher (1847) subdivise le genre Callitris en Widdringtonia (Afrique méridionale et Madagascar), Frenela (Australie, Tasmanie, Nouvelle-Calédonie), Callitris, C. quadrivalvis, monotype, (Maroc et Algérie); à ce genre ainsi décomposé, il faut ajouter Actinostrobus (Australie sud-occid.) et Fitzroya (Chili et Tasmanie). — Le genre monotype Thujopsis (T. dolobrata Sieb. et Zucc.) localisé au Japon, a vraisemblablement pour ancêtre T. gracilis Heer du Miocène du Groenland. — Les Thuja (incl. Biota Endlicher), au nombre de 4 esp., se distribuent entre la Chine, le Japon et l'Amérique du N. — L'extrême disjonction de ces genres tend à prouver leur ancienneté. Bien que les trois genres de Cupressées soient disjoints entre les continents américain et eurasiatique, cette tribu ne témoigne pas d'un âge aussi avancé.

On compte douze Cupressus dans la région méditerranéenne et l'Asie tempérée, dans l'Amérique du Nord; une trentaine de Juniperus répandus un peu partout dans les pays tempérés de l'hémisphère boréal. Chamaecyparis (Retinospora) compte 4 esp. du nord de l'Amérique et du Japon. Il semble que ces genres soient encore en plein développement; d'ailleurs la Géologie ne nous donne sur eux des renseignements à peu près certains qu'à partir du Crétacé supérieur.

Les Cupressacées dans le passé. — On ne les voit apparaître avec quelque certitude que dans le

Trias supérieur et à la base du Jurassique (Rhétien).
Widdringtonites, rameaux seulement d'attribution douteuse; à partir du Trias. — Palaeocyparis Saporta; Jurassique moyen et supérieur. — Phyllostrobus Saporta et Widdringtonia Endlicher; Jurassique sup.r — Frenelopsis Schenk; Infra-Crétacé et Crétacé. — Libocedrus Endlicher; Crétacé moyen et sup.r, Oligocène et Miocène d'Europe (Armissan), Miocène du Spitzberg. — Juniperus; Crétacé supérieur (Groenland), gypse éocène d'Aix, Miocène des régions arctiques. — Chamaecyparis; Eocène inférieur (Belgique), Oligocène (Armissan, Marseille), Miocène des régions arctiques. —

Fig. 41. — Palaeocyparis lusitanica (rameau de grandeur naturelle). d'après de Saporta.

Fig. 42. A — Un rameau de Libocedrus salicornioides. — B. Callitris Brongniarti; a. rameau, b. fruit, c. graine. d'après Schenk

Cupressus ; quelques espèces tertiaires avec doute ; ce sont peut-être des Thuja. — Callitris Ventenat ; tertiaire ; C. Brongniarti était répandu à l'époque oligocène dans le midi de l'Europe (Armissan, Aix, etc.). — Thuja (incl. Biota) ; Miocène de la Baltique, du Groenland et des autres régions arctiques.

Fig. 43. — Chamaecyparis europaea. a et b. rameaux, c. fruit, d. graine (Oligocène d'Armissan) d'après Saporta.

Fam. des Abiétacées. — Cône formé de nombreuses écailles grandes, ligneuses, recouvrant des carpelles très petits ; 2 ovules renversés... Cinq genres (dans le sens large), distribués uniquement sur l'hémisphère boréal. Pinus L., incl. Pseudolarix (P. Kaempferi) Gordon), 70 esp. — Cedrus Loudon, 3 esp., peut-être seulement deux. — Larix Miller 8 esp. — Picea Link (incl. Tsuga Carrière et Pseudotsuga Carrière) 18 esp. — Abies Jussieu, 20 espèces.

Beaucoup d'espèces d'Abiétacées actuelles manifestent une grande variabilité. A côté de formes qui paraissent bien fixées, on trouve souvent des variétés bien déterminées, distinguées souvent comme espèces, des races plus ou moins vigoureuses, souvent mal définies, des formes chétives, des variations de peu d'importance, comme si elles étaient particulièrement malléables et si elles subissaient activement l'influence des

des causes actuelles de variations : Pinus silvestris, P. montana, Cedrus Libani, Picea excelsa, etc.

Les Abiétacées dans le passé. – Les Abiétacées sont peut-être anciennes. Toutefois, on ne les constate d'une façon certaine qu'à la base des terrains jurassiques (Rhétien) ; elles y sont fréquentes. On peut reconnaître avec certitude à partir de l'Infra-Crétacé 4 des 5 genres vivants ; seul, Larix n'est connu qu'à partir du terrain Miocène. Si le genre Entomolepis de Saporta, de l'Oligocène d'Armissan, est une Abiétacée, il représente le seul genre disparu de cette famille. – Entomolepis de Saporta, de l'Oligocène d'Armissan. – Pinus apparaît avec quelque doute dans le Rhétien de Scanie.

Fig. 44. – Deux cônes de Pinus sylvestris du Pleistocène de Champagne. d'après Fliche.

Il reste des doutes au sujet de tous les échantillons attribués aux Pinus dans les dépôts du Jurassique inférieur. L'existence en devient certaine à l'époque infra-crétacée. Les Pinus prennent une grande importance pendant la période tertiaire. Dans le Pliocène apparaissent quelques-unes des formes actuelles, appartenant aux trois séries connues aujourd'hui (Pins à 2, 3 et 5 feuilles). M. Ettingshausen (1877) croit pouvoir établir la filiation de toutes les espèces de Pinus vivant actuellement en Autriche, d'après les fossiles trouvés dans les seules couches miocènes de Styrie. Les Pinus Laricio, sylvestris, montana (à 2 feuilles) et même P. Cembra (à 5 feuilles) seraient dérivés

d'un *Pinus palaeo-strobus* trouvé dans l'Eocène d'Autriche. — *Cedrus* apparaît dans l'Infra-Crétacé; connu dans le Tertiaire de Sibérie; en France, dans le Miocène et jusqu'au Pliocène inclus. — *Abies* apparaît dans l'Infra-Crétacé; connu dans le Miocène; on trouve dès le Pliocène, *Abies Pinsapo*, *cilicica*, *pectinata*. — *Picea* apparaît dans l'Infra-Crétacé; connu dans le Crétacé, le Miocène et le Pliocène. — *Larix*, connu avec doute dans le Miocène; le Mélèze (*Larix europaea*) apparaît dans le Pliocène.

Fig. 45. - Cedrus oblonga de l'Infra-Crétacé (Albien) de l'Argonne.
Coupe long.le d'un cône d'après Fliche.

On connaît aussi dans différents terrains, y compris les dépôts paléozoïques, des bois fossiles qui appartiennent certainement aux Gymnospermes, mais dont la structure anatomique ne permet pas une détermination plus précise. Les noms donnés à quelques-uns rappellent les groupes ou genres dont ils semblent se rapprocher le plus; tels sont les *Cordaixylon*, *Dadoxylon* et *Cedroxylon* des terrains primaires, les *Araucarioxylon*, *Cupressinoxylon*, *Pityoxylon*, *Taxoxylon* des terrains secondaires ou tertiaires.

C'est sûrement aussi aux Gymnospermes qu'

appartiennent les Dolеropteris Grand'Eury (Dolerophyllum Saporta); mais nous n'en connaissons que la structure des feuilles végétatives et des feuilles à microsporanges; ce sont des indications trop incomplètes.

On connaît encore, dans les dépôts paléozoïques ou mésozoïques, une grande variété de graines qui appartiennent, sans doute possible, à des végétaux gymnospermes; mais on ne sait à quelles formes les rattacher. Peut-être étaient-elles beaucoup plus variées que nous ne le savons aujourd'hui. Elles ont été très bien étudiées par Brongniart (1881) et par M. B. Renault.

Origine probable des Conifères de l'hémisphère boréal extratropical.

L'hémisphère boréal possède, aujourd'hui comme dans le passé, la majorité des Conifères. Bien que ces végétaux s'avancent vers le Nord jusqu'aux limites extrêmes de la végétation, qu'ils déterminent, ils se rapprochaient beaucoup plus encore du pôle dans les temps géologiques écoulés.

De la période jurassique à la fin de la période tertiaire, la région polaire boréale a nourri un grand nombre de ces végétaux, qui sont d'autant plus voisins des espèces actuelles qu'on se rapproche davantage de notre époque. Il y a même identité pour un certain nombre d'entre elles.

Larix dahurica Turcz., le plus septentrional des arbres actuels, s'avance jusqu'au 70e parallèle, et même, en un point, jusqu'à 72°50' de lat. N.; mais on a trouvé des Taxodium, des Pinus et des Picea fossiles, dans les dépôts relativement récents du Miocène, jusque sur la terre de Grinnell, par 81°46' de lat. N.

La plupart des genres comptent peu d'espèces vivantes et elles sont pour la plupart très localisées. Mais le Miocène du Groenland, par 70°, nous a donné des <u>Taxodium</u>, <u>Glyptostrobus</u>, <u>Sequoia</u>, <u>Pinus</u>, <u>Cephalotaxus</u> (ou <u>Taxus</u>), <u>Chamaecyparis</u>; le Miocène du Spitzberg, par 78°, nous a livré les mêmes genres, à l'exception de <u>Cephalotaxus</u> (ou <u>Taxus</u>) et en outre <u>Picea</u> (incl. <u>Tsuga</u>), <u>Abies</u>. Plusieurs de ces genres ont été observés aussi en Sibérie, à l'Alaska, à Sachalin, dans les terres polaires occidentales américaines et en Islande, représentés par diverses espèces.

A la même époque miocène, les <u>Sequoia</u>, <u>Taxodium</u>, <u>Glyptostrobus</u>, vivaient dans l'Europe occidentale (France, etc.); <u>Glyptostrobus</u> vivait dans l'Amérique boréale moyenne (Nebraska); <u>Taxodium</u> a été trouvé à l'état fossile dans le voisinage de l'Oural, actuellement en pleine steppe. En même temps vivaient dans l'Europe moyenne, mais <u>moins abondants qu'aujourd'hui</u>, <u>Abies</u>, <u>Picea</u> et <u>Larix</u>. Certains de ces genres et quelques autres qu'on ne trouve pas dans les dépôts aussi récents, existaient en Europe à des époques antérieures: <u>Araucaria</u>, dès le Jurassique; <u>Cedrus</u> et <u>Abies</u>, à partir de l'Infra-Crétacé; <u>Podocarpus</u>, à la période éocène.

Toutes les données paléobotaniques semblent donc établir que tous les Conifères qui vivent aujourd'hui dans l'hémisphère nord ont eu pour berceau les terres circumpolaires ou du moins l'hémisphère boréal circumpolaire, le continent paléarctique.

<u>Gnétacées</u>. – Gymnospermes chez lesquels les feuilles sporangifères, toujours hétérosporées et le plus

souvent séparées les unes des autres (dioecie) sont isolées ou opposées, verticillées, parfois concrescentes. En outre, elles sont toujours enveloppées d'organes foliaires différenciés (périanthe) qui rapproche de plus en plus l'ensemble des ces feuilles sporangifères de la fleur des Angiospermes.

Les Gnétacées ne comprennent que trois genres vivants. Ils diffèrent beaucoup par le port et le mode de vie. — Ephedra L. comprend une vingtaine d'espèces répandues dans les régions tempérées chaudes de l'hémisphère boréal, et les montagnes de l'Amérique occidentale et australe (du Chili à la Californie). Ce sont des arbrisseaux à petites feuilles opposées ou des lianes n'atteignant que quelques mètres de hauteur. Les tiges sont équisétiformes : — Gnetum L. compte 15 esp. Ce sont de grandes lianes, rarement des arbres, à feuilles opposées, habitant entre les tropiques, principalt en Amérique. — Welwitschia Hooker, genre monotype. W. mirabilis est localisé

Fig. 46. — Welwitschia mirabilis.
a. échantillon complet, très réduit, d'après nature.
b. un épi reproducteur, d'après J. Decaisne.

en quelques points des côtes désertiques de l'Afrique australe

occidentale (désert littoral du Kalahari) ; découvert en 1860. C'est l'un des végétaux les plus extraordinaires qu'on connaisse. La tige ligneuse, qui peut dépasser 1m. de diam., est très courte ; c'est une souche très courte profondément enracinée ; elle se termine brusquement vers le haut par une surface plus ou moins aplatie divisée par un sillon médian ; elle ne porte jamais que deux feuilles, les seules qui succèdent aux deux cotylédons ; feuilles très épaisses, coriaces, à nervures parallèles très nombreuses, divisées avec l'âge en longues lanières.

Epis florifères naissant par groupes (inflorescences) à la base interne des feuilles, et formés d'un grand nombre de fleurs abritées par des feuilles (bractées) opposées 2 par 2.

<u>Les Gnétacées dans le passé</u>. – On n'en sait à peu près rien. – M. Renault (1896) a décrit sous le nom de <u>Gnetopsis</u> des graines entourées de deux bractées concrescentes, qui, par là, ressemblent à celles des <u>Ephedra</u> et des <u>Gnetum</u> ; mais ces graines observées du sommet des terrains houillers au Permien sont tout à fait isolées et l'on ne connaît aucun autre organe auquel elles puissent être rapportées. – Les <u>Samaropsis</u> du Jurassique, les lambeaux de feuilles connus sous le nom de <u>Changarniera</u> et comparés par Saporta aux <u>Welwitschia</u>, les fragments de tiges nommés <u>Ephedrites</u> ne sont pas assimilables avec plus de certitude, bien des tiges présentant le même aspect.

On ne peut considérer comme pouvant être sûrement attribués aux Gnétacées que les rameaux recueillis dans les dépôts de l'Oligocène inférieur d'Aix (Provence) auxquels M. de Saporta a donné le nom d'<u>E. nudicaulis</u>.

Conclusions.

Les Gymnospermes manifestent, dès leur apparition,

dans les temps paléozoiques, une supériorité marquée à l'égard des Cryptogames vasculaires et, encore plus, des caractères différentiels de grande valeur. Le macrosporange et l'unique macrospore qu'il contient sont indissolublement liés à la plante qui les produit, qui continue à nourrir l'œuf ou les œufs fécondés, l'embryon ou les embryons qui se développent. Entre les Cryptogames vasculaires dont la macrospore est mise en liberté avant la production du prothalle et des archégones et les Angiospermes dont la macrospore n'est jamais mise en liberté, on ne connaît aucun intermédiaire. Si l'on connaît quelques groupes dont la place n'est pas encore marquée (Cycadofilicinées), on ne connaît aucun type qui puisse être considéré comme participant à la fois des caractères des Phanérogames et des Cryptogames vasculaires, aucune forme ancestrale, aucun prototype. On passe directement et sans intermédiaires connus, des Cryptogames vasculaires aux Gymnospermes et aux Angiospermes tels que nous les connaissons de nos jours, au moins dans tous leurs caractères importants.

Les Gymnospermes les plus anciens, les Cordaitées sont complètement éteints. Il nous est impossible de préciser les relations de parenté de ce groupe avec les autres Gymnospermes. Il a tenu une grande place dans la végétation ancienne des dernières périodes paléozoïques, mais on ne peut apprécier encore l'importance qu'il a eue par le nombre de ses espèces, des genres et peut être des familles qu'il a compris. — Les Cycadinées ne comptent aujourd'hui qu'une seule famille, les Cycadacées, de plus en

plus confinées entre les tropiques ; les Bennétitées, éteintes, en diffèrent peu et leur paraissent supérieures. — Les Salisburiées, réunies pendant longtemps aux Conifères, sont actuellement représentées dans la nature vivante par une seule espèce. Encore ne la connaît-on pas à l'état spontané. — Les Conifères sont les Gymnospermes les plus répandues dans le monde actuel ; ils comprennent plusieurs familles dont l'origine connue remonte à des âges différents, Araucariacées, Taxodiacées qui semblent en voie d'extinction, Cupressacées et Taxacées dont quelques genres sont éteints, Abiétacées qui tiennent une grande place actuelle dans la végétation, surtout de l'hémisphère boréal tempéré et qui semblent n'avoir perdu aucun des genres qu'ils comprennent. — Nous n'avons à peu près aucune donnée sur le passé des Gnétacées.

Chapitre V.

Angiospermes.

Sommaire. _ Angiospermes. _ Les Angiospermes dans le passé ; leur apparition. Débuts des principaux groupes de Dialypétales et de Gamopétales. _ Amentinées : Salicacées, Bétulacées, Corylacées, Fagacées, Juglandacées, Myricacées. _ Nymphéacées. _ Conclusions.

Phanérogames chez lesquelles les feuilles reproductrices sont toujours groupées en rameaux différenciés. Feuilles femelles et mâles réunies le plus souvent sur le même rameau floral et disposées ou paraissant disposées en verticilles, les feuilles femelles au sommet du rameau, les mâles immédiatement au-dessous, le plus souvent aussi protégées par des feuilles extérieures plus ou moins différenciées (périanthe).

La feuille à macrosporanges (carpelle) est repliée vers le haut sur sa nervure médiane comme charnière, concrescente par ses bords en une cavité close qui enveloppe et protège le ou les macrosporanges (nucelles) avec les téguments qui les entourent et qui en font des ovules. Le macrosporange produit une macrospore ; mais il n'y a plus d'archégones. Un des noyaux de la macrospore, privilégié, devient l'œuf unique. Le développement du prothalle est consécutif à la fécondation.

Les microsporanges (sacs polliniques) forment de nombreuses microspores (grains de pollen) ; le prothalle de la

microspore est encore plus réduit que chez les Gymnospermes et ne comprend qu'une cellule qui se confond bientôt avec la cellule mère des éléments reproducteurs. Les éléments fécondants mûrs sont réduits à deux noyaux dont un seul féconde un œuf.

Végétaux à vie aérienne ou aquatique, peu nombreux dans les eaux marines.

Les Angiospermes sont les végétaux les plus caractéristiques de la période pléistocène à laquelle nous appartenons. Ils sont extrêmement nombreux, occupent toutes les régions émergées du globe, plus ou moins abondants sous tous les climats, adaptés aux climats les plus chauds et les plus secs comme à la vie aquatique et aux climats très froids, atteignant en altitude comme en latitude le voisinage des limites extrêmes de la vie, dépassés seulement, à ce qu'il semble, par quelques Lichens. Un petit nombre d'espèces habitent les eaux marines.

La fleur, expression la plus élevée de la différenciation des feuilles sporangifères et des organes de la sexualité, l'embryon, la graine et le fruit sont assez variés pour qu'on leur ait demandé les principaux moyens de répartir méthodiquement plus de cent mille espèces en sous-embranchements, classes, ordres, familles, tribus, genres, etc. Des découvertes nouvelles accroissent de jour en jour le nombre des végétaux angiospermes connus, sans que leur classement soulève de nouvelles difficultés.

<u>Les Angiospermes dans le passé</u>. – On a cru jadis à l'existence de végétaux intermédiaires, de formes de passage entre les Gymnospermes et les Angio-

spermes. Pendant longtemps on a espéré découvrir dans les dépôts de fossiles végétaux, des types capables de nous renseigner sur les transitions qui ont pu exister entre les Gymnospermes et les Angiospermes, sur les rapports des Angiospermes Monocotylédones avec les Dicotylédones et sur leur âge relatif. Mais les prétendus Pro-angiospermes, mieux étudiés, ont dû être successivement attribués à des groupes différents, aux Algues, aux Cordaïtées, aux Cycadinées, aux Ptéridophytes, etc., ou bien même on y a reconnu des restes d'animaux.

Des découvertes importantes en Amérique, en Portugal, en France (Argonne) et dans le centre de l'Europe ont reculé de plus en plus l'âge d'apparition des Angiospermes, mais loin de nous éclairer sur la descendance possible de ce groupe, elles ont de plus en plus dissipé les espérances qu'on gardait à cet égard.

En vérité, dès l'apparition des Angiospermes, on ne découvre à peu près aucune forme qui ne puisse être rapportée aux types vivants (familles et genres). Il n'y est plus question de groupes disparus. Les découvertes les plus récentes relatives aux Angiospermes fossiles ne nous ont fourni non plus aucune raison de penser que les Monocotylédones aient existé avant les Dicotylédones ou réciproquement.

Si donc nous nous occupons d'abord des Monocotylédones, c'est uniquement parce que leur organisation, considérée dans les représentants actuels, semble marquer leur infériorité par rapport aux Dicotylédones et pour nous conformer à l'ordre que nous avons adopté dès le début.

Mais, si nous ne recueillons aucun renseignement sur la phylogénie du groupe entier, l'examen attentif des

Angiospermes fossiles nous donne de précieuses indications sur les rapports des espèces anciennes avec les espèces actuelles, sur leurs variations morphologiques et sur leurs migrations. - Nous avons insisté ailleurs (Ch. I, p. 22) sur la nécessité d'apprécier avec un esprit particulièrement critique les restes fossiles angiospermes et sur l'insuffisance de la statistique palaeofloristique, surtout en ce qui concerne les Angiospermes. Nous n'avons pas à y revenir, si ce n'est pour rappeler à quelles conclusions nous sommes arrivés; nous n'avons de renseignements que sur quelques groupes naturels, ordres ou familles, représentés surtout dans le monde actuel par des formes ligneuses ou par des espèces aquatiques; mais nous n'en pouvons déduire que les autres groupes actuels n'aient pas existé dès le même temps ou à peu près. Il y a tout lieu de penser que s'ils n'ont pas été conservés dans les dépôts fossiles, cela doit être attribué à des détails de leur structure et à leur mode de vie.

Quoi qu'il en soit, les restes d'Angiospermes fossiles sont assez nombreux et assez variés pour qu'il ne soit pas possible de les passer tous en revue; pour un grand nombre de groupes naturels, ordres ou familles, les renseignements sont d'ailleurs si fragmentaires, souvent même si incertains que pour continuer à appliquer la critique sévère de l'historien, nous n'en pouvons tenir compte dans la recherche que nous poursuivons. Nous ferons donc un choix; nous nous laisserons guider dans ce choix par l'abondance et la précision des renseignements que nous possédons, et nous étudierons en particulier des groupes sur le passé desquels nous sommes le mieux renseignés.

Avant d'aborder cette étude de détail, nous avons à rechercher dans le passé les origines aussi lointaines que possible, des Angiospermes considérés dans leur ensemble, afin de fixer avec certitude notre point de départ.

Apparition des Angiospermes. – C'est seulement au début de l'époque infra-crétacée que leur existence ne laisse plus de doute ; on les trouve avec certitude dans les dépôts valanginiens, barrémiens (urgoniens) et albiens du Portugal (Alismacites Saporta) et dans les dépôts contemporains, ou peu s'en faut, de la Virginie (Fontaine 1883-1889). Suivant de Saporta, il faudrait même reporter jusqu'aux étages tout à fait supérieurs du Jurassique l'apparition de quelques plantes déterminables comme Angiospermes, en particulier des Rhizocaulon. – Ils deviennent abondants dans le Crétacé supérieur, dans le Cénomanien de l'Argonne en France (Fliche 1896), du Canada (Dawson 1885), de Bohême (Velenovsky 1896), des Balkans (Toula), du Frioul (Bozzi), et de Portugal (de Saporta); dans le Turonien de Provence (Marion, Vasseur); dans le Sénonien supérieur ou Campanien du Dévoluy, préalpes du Dauphiné (Fliche 1902).

Fig. 47. – Alismacites primaevus, feuille presque entière, grossie 3 fois. d'après de Saporta.

Les plus anciens végétaux angiospermes reconnus en France sont sans doute les Palmiers-Cocoïnées et le Laurus Colleti décrits par M. Fliche dans la gaize cénomanienne de Sainte-Ménehould (Argonne); ils appar-

tiennent donc au Crétacé supérieur. – La flore infra-crétacée demeure analogue, dans son ensemble, à celle du Jurassique supérieur; elle se compose surtout de Fougères, parmi lesquelles on reconnaît des <u>Gleichenia</u> voisins des espèces actuelles; de Cycadacées, de Salisburiées (<u>Ginkgo</u>) et de Conifères: <u>Cyparissidium</u>, <u>Sequoia</u>, <u>Pinus</u>, <u>Cedrus</u>, <u>Abietites</u>; mais on saisit, d'un étage au suivant, la lente transformation de la végétation. Les types jurassiques en sont éliminés peu à peu et remplacés par un nombre toujours plus grand d'Angiospermes et en particulier de Dicotylédones de plus en plus voisines de celles qui vivent aujourd'hui.

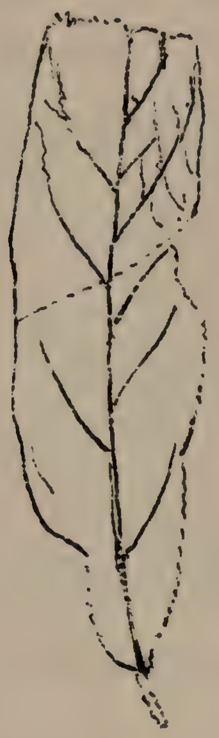


Fig. 48. – Laurus Colleti du Crétacé supr. de l'Argonne, d'après Fliche.

La grande expansion des Dicotylédones caractérise la végétation de la période supra-crétacée; tandis que la faune en est encore nettement secondaire, la flore a un caractère nouveau inconnu jusque là; elle est néophytique. La prépondérance des Angiospermes est assurée dès le début de la période crétacée supérieure (Cénomanien), qu'on l'étudie en Portugal, au Canada, dans la Virginie ou dans l'Argonne.

Cette étude révèle d'ailleurs une série de faits qu'il convient de relever dès maintenant.

1°- Il y a un parallélisme étroit entre la flore infra-crétacée de l'Amérique du Nord et celle du Portugal; grâce à ce que nous possédons de part et d'autre deux séries à peu près complètes, ce parallélisme peut être

établi étage par étage. Il y a là une indication géographique sur laquelle nous reviendrons plus loin.

2°.- La zone du climat tropical qui, jusque là, s'étendait très loin vers le nord, se réduit lentement; la flore du Groenland et de l'Europe septentrionale a encore un caractère subtropical, avec des Palmiers, des Figuiers, des Cycadacées, des Fougères. Les climats, très uniformes jusque là, paraissent donc avoir commencé à se différencier à la fin de l'époque crétacée. A partir de ce moment, la localisation des flores s'accentue rapidement sur l'hémisphère boréal, parallèlement avec la différenciation des climats. Les types végétaux exigeant un climat tropical sont chassés successivement du voisinage du pôle et refoulés vers le Sud. Dès les premiers étages supra-crétacés, les Fougères, les Cycadacées, les Gymnospermes diminuent rapidement sur l'hémisphère boréal. Aux genres aujourd'hui subtropicaux : Cycas, Artocarpus, Cinnamomum, Sassafras, Aralia, Nerium, Cocoïnées, s'entremêlent de plus en plus les genres qui ont maintenant un grand développement sous nos climats tempérés : Betula, Fagus, Quercus, Juglans, Acer, Hedera, Viburnum, Ilex, Salix, Populus.

Nous avons étudié les principaux groupes de végétaux que nous pouvons considérer comme inférieurs aux Angiospermes. Les Gymnospermes nous ont mis déjà dans la nécessité de considérer plus spécialement l'hémisphère boréal. Cette nécessité s'impose encore plus lorsqu'il s'agit des Angiospermes.

En effet, 1° nous ne possédons que pour l'hémisphère

boréal un faisceau assez serré d'observations ; 2° les modifications du climat depuis la période crétacée ne sont à peu près connues que pour les continents boréaux. La spécialisation des climats et la localisation des flores nous limitent nécessairement au régions les mieux connues.

D'autre part, nous savons que la paléobotanique est à peu près muette sur le passé d'un grand nombre de familles et même d'ordres naturels ; le nombre des ordres et des familles de végétaux angiospermes est d'ailleurs si élevé qu'il nous faut faire un choix.

Nous chercherons donc à déterminer sommairement le moment où ont apparu les groupes le plus anciennement connus d'Angiospermes ; puis, limitant notre étude à l'hémisphère boréal, nous nous bornerons à développer comme exemples, l'histoire paléobotanique de deux Ordres, les Amentinées et les Acycliques ou Polycarpiques.

Les débuts connus des principaux groupes d'Angiospermes. – Nous savons déjà que des Monocotylédones ont vécu au début de la période infra-crétacée. L'attribution de l'Alismacites Saporta du Valanginien ne laisse pas de place au doute ; on a cité, de la même famille un Sagittaria infra-crétacé, qui est douteux et des Butomites, peut-être des Butomus, du Crétacé supérieur de Bohême. Les Glumacées sont nombreuses dans les dépôts tertiaires, sous forme de feuilles attribuées aux Bambusa, Phragmites, Arundo, etc. Les Rhizocaulon sont des rhizomes que l'on attribue aux Cypéracées ; les plus anciens ont été reconnus dans le Jurassique tout à fait supérieur, d'autres dans l'Infra-Crétacé, puis dans le Tertiaire ; mais, en somme,

cette attribution reste douteuse. M. Fliche a fait une étude critique des Zostéracées fossiles; elles remontent au Crétacé supérieur (Cénomanien) et y étaient peut-être représentées par plusieurs genres. Les Caulinites Brongniart, du Crétacé supérieur, sont peut-être des Naïadacées; on connaît des feuilles de Pistia (Aracées) du Crétacé supérieur, peut-être des Pandanus. Nous possédons des renseignements certains sur les Palmiers. Le Crétacé supérieur (Cénomanien) de l'Argonne a fourni des Palmiers Cocoïnéés; M. Fliche en a étudié le fruit. Les Sabal, les Chamaerops, les Phoenix, peut-être les Latania, les Kentia et d'autres existaient sur le territoire de l'Europe occidentale actuelle, à la fin de la période crétacée et au début de l'époque éocène. Les Palmiers paraissent avoir abandonné l'Europe méridionale à la fin de la période pliocène, en n'y laissant qu'un seul survivant, le Chamaerops humilis. Les Liliiflores paraissent représentées dès le Crétacé supérieur, par des feuilles de Smilax, de Dracaena, de Dioscorea.

Les Dicotylédones les plus anciennes paraissent contemporaines des premières Monocotylédones. Les dépôts infra-crétacés des États-Unis et du Portugal, nous fournissent à cet égard des renseignements concordants. On n'a rien trouvé dans les dépôts jurassiques les plus récents qui laisse soupçonner leur existence avant les débuts de la période crétacée. Très clairsemées d'abord, elles deviennent plus nombreuses d'étage en étage, sans que rien n'autorise actuellement à admettre des formes ancestrales d'où seraient issues les Dicotylédones actuelles.

Occupons-nous d'abord des Dialypétales (incl. Apé-

tales). — L'ordre des Amentinées est représenté dès l'Infra-Crétacé et surtout dans le Crétacé moyen par des feuilles de *Betula*, de *Fagus*, de *Quercus*, de *Juglans*, de *Populus* et de *Myrica* et par des feuilles de *Dryophyllum*, type qui paraît voisin des *Quercus* et des *Castanea*. — Aux Urticinées, l'on rapporte avec doute un *Ficus* de l'Infra-Crétacé d'Amérique, un *Artocarpus* du Cénomanien du Groenland. — On a jadis attribué aux Protéacées beaucoup de feuilles fossiles qui appartiennent à d'autres groupes; il paraît établi cependant que ces plantes sont représentées dans l'Infra-Crétacé du Portugal, et avec *Proteophyllum* dans le Crétacé moyen de Bohême. — La famille des Aristolochiacées est à la fois, dans le Crétacé d'Europe et d'Amérique, représentée par le genre *Aristolochia*. —

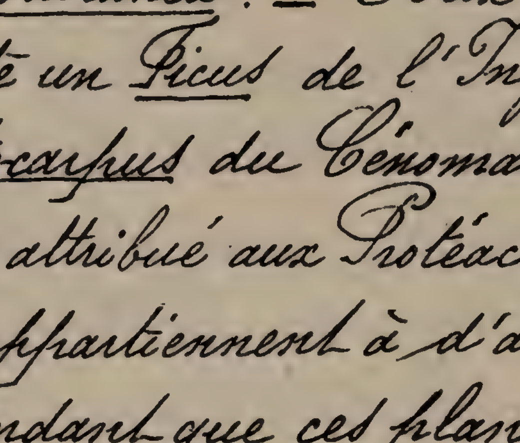


Fig. 49. — Limbe de feuille d'Aristolochia Daveaueana de l'Infra-Crétacé. d'après de Saporta.

L'ordre des Acycliques ou Polycarpiques est assez largement représenté par des Lauracées, *Laurus*, *Sassafras* dans l'Infra-Crétacé, *Persea*, *Cinnamomum*, etc. dans le Crétacé moyen; par des Ménispermacées, des Anonacées, des Magnoliacées (*Magnolia*, *Liriodendron*), le genre *Magnolia* apparaissant peut-être dès l'Infra-Crétacé du Portugal. Les Nymphéacées (*Nelumbium*, *Brasenia* et *Braseniopsis*?) existent aussi dans les terrains crétacés moyens et supérieurs. — Les Rosiflores sont peu représentées dans le Crétacé (*Crataegus*, *Pirus*); les Légumineuses y sont plus abondantes à partir du Crétacé

moyen (Dalbergia, Inga, Hymenaea, Bauhinia, Cassia). — Les Platanus se montrent dans le Crétacé moyen, et c'est près d'eux qu'on croit pouvoir ranger les feuilles connues sous le nom de Credneria et plusieurs autres qu'on trouve à partir des mêmes niveaux. Les Liquidambar, Parrotia, et Hamamelis peut-être, qui appartiennent au même ordre, sont connus aussi dès le Crétacé. — Les Térébinthinées sont représentées, dès l'Infra-Crétacé, par des Sapindopsis et Sapindophyllum, un peu plus haut par des Sapindus, Rhus et, peut-être par Anacardites Saporta, par un Acer. — Aux Frangulinées appartiennent peut-être un Celastrophyllum, des Cissites et Vitiphyllum infra-crétacés, avec certitude des Ilex, Rhamnus, Paliurus et Zizyphus du Crétacé moyen et supérieur. — Le genre Sterculia représente les Columnifères dès l'Infra-Crétacé des États-Unis. Les Tiliacées, peut-être les Ternstroemiacées et les Guttifères-Clusiées, sont connues à divers niveaux du Crétacé. — On a jadis attribué un rôle prépondérant aux Myrtacées dans les premières flores angiospermes de l'hémisphère boréal; beaucoup des fossiles qu'on rangeait dans cette famille ne lui appartiennent pas; mais on peut affirmer maintenant que le genre Eucalyptus au moins, était développé lors du dépôt des fossiles crétacés, aux États-Unis. — Les Ombelliflores aussi sont anciennes; on connaît un Araliophyllum infra-crétacé qui est peut-être un Aralia. En tout cas, les Aralia, Hedera (Lierre) sont dans le Crétacé avec des Cornus et Nyssa.

Les Gamopétales paraissent moins nombreuses que les Dialypétales dans les dépôts prétertiaires. On y connaît peut-être les feuilles d'un Andromeda qui repré-

senterait les Ericinées dans le Crétacé moyen des États-Unis. — Les Ebéninées sont connues par un Diospyros et un Royena, peut-être par une Sapotacée (Sapotacites), les uns et les autres du Crétacé. — Le genre Nerium était développé dans le Crétacé supérieur et avec lui, peut-être, une Asclépiadacée (Acerates). — Les Fraxinus témoignent seuls de l'existence des Oléinées et un Viburnum de celle des Rubiinées à la même époque. — On n'a trouvé, dans les dépôts crétacés, aucune trace de végétaux des familles des Composées, Labiées, Scrophulariacées, Boraginacées, Solanacées et de beaucoup d'autres familles de Dicotylédones gamopétales qui tiennent une si grande place dans la végétation actuelle.

Cette énumération générale suffit pour établir que beaucoup d'ordres et de familles de végétaux angiospermes apparaissent dans la série des terrains crétacés; on les suit et on en voit apparaître successivement de nouveaux à travers les dépôts tertiaires, sans qu'aucun ait disparu, jusqu'à nos jours. Mais nous devons demander à un ou deux exemples comment ils ont évolué et quelles migrations ils ont subies depuis le moment où nous les voyons apparaître.

Amentinées

Amentinées. — Les Amentinées nous fournissent le plus instructif de tous. En effet, 1° ces végétaux sont parmi les premiers parus; 2° ils sont répandus actuellement surtout dans les régions tempérées de l'hémisphère boréal, au nombre de plus de 400 espèces; 3° ils sont arborescents ou frutescents, nous fournissent un nombre relativement élevé d'observations

paléobotaniques et, dans le monde actuel, n'échappent pas à l'observation; 4° tous les caractères des Amentinées (simplicité de structure des fleurs, fleurs mâles réunies en chatons, absence à peu près constante de périanthe, développement tardif de l'ovule qui se développe habituellement après la pollinisation) indiquent des végétaux d'une organisation assez peu différenciée pour que nous y voyions le terme le plus simple des Angiospermes actuelles.

Les Amentinées dans le passé.

Famille des Salicacées. – Les deux genres actuels Populus (Peuplier) et Salix (Saule) existaient à l'époque crétacée; O. Heer a même signalé un Peuplier infra-crétacé au Groenland. Dès l'époque éocène, tous deux s'étendaient sur les régions boréales et bien plus qu'aujourd'hui vers le Nord. Le Populus primigenia Saporta de l'Eocène inférieur de Sézanne serait l'ancêtre du P. laurifolia de l'Asie orientale boréale. Le P. alba var. pliocenica du Pliocène de Meximieux, le P. tremula L. des cinérites pliocènes du Cantal ne peuvent être séparés des types spécifiques actuels; le Tremble manifestait dès l'époque pliocène le même dimorphisme foliaire qu'aujourd'hui (Boulay). – Les Saules apparaissent peut-être dès la période crétacée dans le nord de l'Amérique et se développent beaucoup dans le Tertiaire. Ce genre s'étend aujourd'hui sur tout l'hémisphère N., manque à presque toute l'Amérique du sud et à l'archipel australien et s'avance actuellement jusqu'au cœur des régions arctiques; il comprend environ 160 esp.. Les espèces arctiques (Salix reticulata, polaris, herbacea, retusa, etc.) sont répandues dans

tous les dépôts pléistocènes de l'Europe centrale et occidentale ; elles se sont retirées depuis vers le pôle et sur le sommet des montagnes. Ces espèces sont donc tertiaires. Beaucoup d'autres Saules tertiaires ne sont pas déterminés avec assez de rigueur pour nous instruire sur les migrations du genre.

Famille des Bétulacées. – Le genre Betula (Bouleau) existait aux Etats-Unis dès le Crétacé moyen ; on ignore si les Alnus sont aussi anciens. Les uns et les autres sont répandus dans les terrains tertiaires et bien connus, les Betula par leurs fruits et leurs écailles fructifères en même temps que par leurs feuilles et leurs rameaux, les Alnus par des inflorescences, des fruits et des feuilles. Le nombre des espèces fossiles paraît supérieur à celui des espèces vivantes ; mais la plupart sont établies seulement sur la forme des feuilles. L'observation des feuilles d'un même rameau d'Aulne ou de Bouleau montre que ce n'est pas prudent. Quoi qu'il en soit de la valeur des espèces ainsi déterminées, les Betula, apparus dans le Crétacé, sont dans l'Eocène et dans les dépôts de tous les étages tertiaires. Les Alnus que nous ne voyons pas remonter au-delà des premiers étages éocènes (argile de Londres) sont aussi partout à partir de cette époque. Les deux genres présentent le plus grand nombre de formes à l'époque Miocène. On peut citer entre autres, Alnus Kefersteinii Unger, de l'Oligocène moyen, en France en même temps qu'au Japon et en Californie, A. subviridis Nathorst, du Pliocène ou du Pléistocène du Japon, identique peut-être à notre A. viridis D.C., trouvé d'ailleurs dans les couches du même âge au Japon, A. glutinosa L. trouvé dans

le Pléistocène d'Algérie, Betula alba et nana, répandus dans les dépôts pléistocènes de l'Europe centrale.

Le genre Alnus (Aulne) est répandu sur tout l'hémisphère septentrional; il comprend 14 esp. sur le continent occidental, il est au Groenland avec A. viridis D.C. et s'avance jusqu'aux Andes du Chili, dépassant de 10 degrés l'Équateur; sur le continent oriental, il est au Kamtschatka, mais ne dépasse pas vers le sud les montagnes du Bengale septentrional et du Kashmir, demeurant à 20° au nord de l'Équateur. A. viridis s'étend aujourd'hui sur tout l'hémisphère boréal, atteignant, par les montagnes, la France, la haute Italie, la Corse et se développant dans toute la zone tempérée froide, de l'Europe occidentale au Japon et à la Caroline du nord. On le trouve dans les dépôts pléistocènes de la plaine voisine de Nancy. — Le genre Betula est plus confiné dans les régions froides et tempérées. Il comprend une trentaine d'espèces, mais aucune n'atteint le tropique; sa limite méridionale est sous le 27° parallèle en Eurasie, sous le 40° en Amérique. Vers le Nord, il atteint, en Laponie, 71° 50'. Le B. alba L. s'étend de la Norwège au Kamtschatka; il est signalé au Japon. B. lenta Willd. est commun au versant atlantique de l'Amérique boréale et au Japon. Plusieurs espèces sont confinées dans

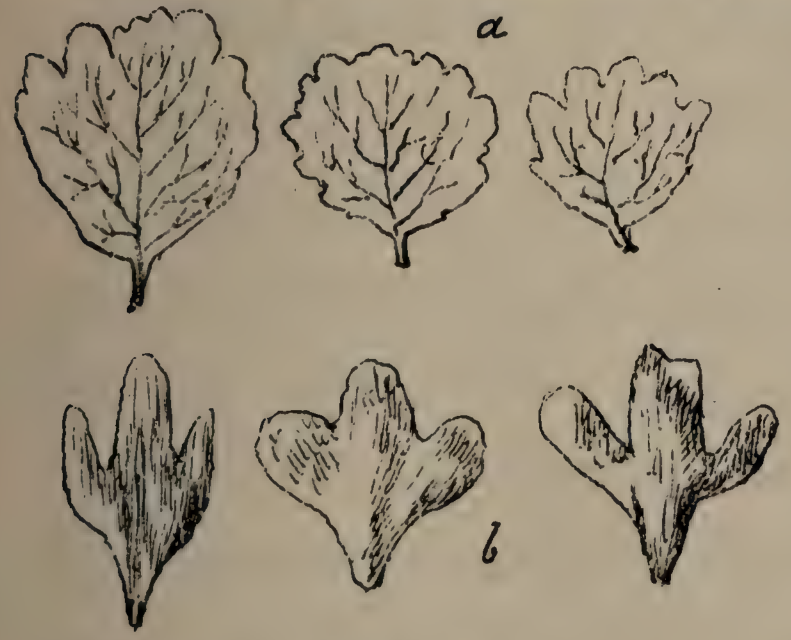


Fig. 50. — Betula nana du Pléistocène de Danemarck. a. feuilles; b. ~~fruits~~. (grossies 3 fois) d'après Hartz.

l'extrême orient asiatique, dans l'Himalaya, dans l'Amérique boréale. B. nana L. se trouve dans toutes les régions arctiques; nous avons signalé (p. 9) sa distribution dans l'Europe centrale.

Famille des Corylacées. – Elle ne comprend que 4 genres vivants: Ostryopsis Decaisne (1 esp.), Ostrya Scopoli, Carpinus Tournefort et Corylus Tournefort. Les trois derniers sont connus à l'état fossile, mais seulement dans le Tertiaire et avec certitude depuis la période oligocène. – Ostrya a été trouvé dans les terrains tertiaires du Groenland, dans l'Oligocène du Midi de la France, dans le Miocène de Suisse. Ce genre est représenté actuellement par deux espèces: O. virginica Willd. répandu dans toute l'Amérique du Nord jusqu'au Mexique, et au Japon. Cette espèce est connue dans le Pliocène, peut-être dans le Pléistocène du Japon; O. carpinifolia Scopoli habite le S.-E. de l'Europe, s'étend jusqu'au Taurus et à l'Arménie. Son extrême limite occidentale est en France, au pied des Alpes provençales. Les formes oligocènes (O. humilis Saporta) et miocènes (O. oeningensis Heer) de Provence et de Suisse sont assez rapprochées de l'O. carpinifolia pour en être considérées comme les formes ancestrales. – Carpinus (Charme) est connu avec certitude depuis l'Oligocène inférieur. On l'a observé au Groenland, au Spitzberg, au Japon, dans l'Amérique du Nord, dans la France méridionale. Le genre compte aujourd'hui une douzaine d'espèces; plusieurs vivent au Japon, une sur le versant pacifique de l'Amérique du Nord. C. duinensis Scopoli, confiné dans le Levant méditerranéen, jusqu'à l'Istrie d'un

côté ; la Perse de l'autre, comme limites extrêmes, a été trouvé dans les tufs pléistocènes de Toscane. C. Neilrichii du Miocène supérieur d'Allemagne en est très voisin. C. Betulus L., de l'Europe tempérée jusqu'aux montagnes de la Grèce, connu à l'état fossile dans les dépôts pléistocènes les plus anciens de l'Allemagne du Nord. — Corylus (Coudrier) n'est pas connu à l'état fossile avant l'Oligocène. On en a trouvé au Groenland, au Spitzberg, aux Shetland, à Madère ; le genre n'est plus aujourd'hui dans ces divers pays. Il comprend 7 espèces vivantes. C. avellanoides de l'Oligocène inférieur de Saxe est très rapproché de notre Noisetier (C. Avellana L.), qu'on trouve lui-même assez fréquemment dans le Pléistocène de l'Europe. C. Sieboldiana vit aujourd'hui à la fois dans l'extrême orient asiatique et dans l'Amérique boréale.

Remarquons, en passant, que chacun de ces trois genres, bien que comptant un petit nombre d'espèces, a des représentants à la fois dans l'Amérique boréale, en Europe et en Asie jusqu'à l'extrême Orient.

Famille des Fagacées. — La famille compte aujourd'hui 3 genres principaux : Fagus L., Castanea Tournefort (incl. Castanopsis), Quercus L. (incl. Pasania). On connaît les genres Fagus à partir du Crétacé moyen (Etats-Unis), Quercus à partir du Cénomanien. Dans les dépôts tertiaires, les trois genres sont représentés par des formes de plus en plus nombreuses. — Fagus (Hêtre) comprend aujourd'hui 15 esp. en deux groupes considérés parfois comme deux genres. Eu-Fagus occupe l'hémisphère boréal et Nothofagus habite l'Amérique australe, la Tasmanie,

l'Australie méridionale, la Nouvelle-Zélande. Les formes fossiles de l'hémisphère austral se rapprochent des formes boréales actuelles. De la Floride au Chili méridional, il n'existe pas un Hêtre, pas un de la Chine au sud de l'Australie ; ce sont de remarquables exemples de disjonction d'un genre. Pendant la période tertiaire, les Fagus étaient en Californie et à l'Alaska, régions où il n'existe plus de Hêtres. Dès l'époque oligocène, plusieurs espèces sont à la fois au Spitzberg et au voisinage de la Méditerranée, au Groenland, au Japon. Notre Hêtre (F. sylvatica L.) est connu depuis l'époque pliocène, mais dans les limites de son aire actuelle. — Castanea (Châtaignier) comprend 28 esp. environ dont 2 Eu-Castanea et 26 Castanopsis ; ces derniers occupent l'Asie tropicale et une partie de l'Insulinde, à l'exception d'une espèce confinée en Californie. Les renseignements paléobotaniques certains intéressent surtout les Eu-Castanea ; ils apparaissent dans l'Oligocène supérieur et sont fréquents dans le Tertiaire dont plusieurs formes sont communes à l'Amérique, à l'Europe et à l'Asie boréales. C. vulgaris, notre Châtaignier ordinaire, s'étend actuellement sur toute la partie tempérée des continents boréaux ; on l'a trouvé dans le Pliocène ou le Pléistocène du Japon où il vit de nos jours. — Quercus (Chêne). Le plus ancien document que nous possédions sur les Chênes date du Cénomanien (Crétacé supérieur) ; nous devons négliger ici les nombreuses feuilles crétacées attribuées à ce genre, sans que leur attribution soit certaine.
Dès l'Eocène inférieur, glands et cupules confirment les renseignements fournis par les feuilles ; le nombre de Chênes augmente rapidement dans l'Oligocène et le Miocène. Il

diminue, en Europe, depuis la période pliocène ; les espèces actuellement américaines cessent dès lors de se trouver en Europe ; de plus les subdivisions du genre se répartissent entre différents domaines de l'Europe occidentale. Les Chênes à feuilles persistantes se concentrent au voisinage de la Méditerranée. Le genre ne compte pas moins de 300 espèces, dont 100 Pasania. Il est très répandu, surtout dans l'hémisphère boréal ; il dépasse l'Equateur sur le continent américain. Les sections Lithocarpus, Cyclobalanus, Chlamydobalanus et Pasania sont confinées sur le continent Eurasiatique, dans l'extrême Orient et l'Insulinde. Les Lepidobalanus actuels s'étendent, en Amérique, de la Nouvelle-Ecosse au Vénézuela et à la Colombie méridionale, sur le continent européen de la Scandinavie (60e parall.) au N. de l'Afrique. Le genre Quercus s'étendait autrefois plus loin qu'actuellement vers le N., jusqu'au Spitzberg. — Il semble que quelques-uns au moins des Chênes fossiles crétacés et éocènes puissent être attribués à la section Pasania, dont presque tous les représentants actuels sont tropicaux. Les fossiles plus récents appartiennent aux Lepidobalanus ; plusieurs des formes fossiles de l'Europe ressemblent beaucoup aux espèces américaines actuelles de cette section. — Dans le Pliocène se trouvent déjà Quercus Robur L. (incl. Q. pedunculata et sessiliflora), Q. Cerris L., Q. Ilex L. et coccifera L., Q. lusitanica Lamarck et Fontanesii Gussone (pseudo-suber Desf.), Q. Farnetto Tenore, Q. Tozza Bosc. — L'existence actuelle des Q. Suber et Q. Ilex dans l'Ouest de la France s'explique peut-être par l'existence du Q. prae-Ilex dans le Mio-

cène de l'Auvergne et du Q. praecursor dans le Pliocène des environs de Lyon ; ces deux espèces sont en effet voisines du Q. Ilex. M.M. Ettingshausen et Krasan (1888 et 1889) ont insisté avec raison sur la variation des feuilles de beaucoup d'espèces de Chênes et condamné la tendance de certains paléobotanistes à donner un nom spécifique à toute forme de feuilles. Une comparaison rigoureuse des empreintes fossiles avec les feuilles des Chênes actuels du groupe Suber les détermine à concevoir un Q. palaeo-Ilex du Miocène moyen comme la souche commune des Q. Ilex, Suber et coccifera actuels. D'autre part, M. Boulay constate que les formes des Quercus lusitanica et sessiliflora qu'on observe de nos jours existaient déjà à l'époque pliocène. — On croit voir encore des végétaux voisins des Chênes dans un grand nombre de feuilles crétacées et surtout tertiaires, connues sous les noms de Dryophyllum et de Castanopsis, mais ces attributions sont incertaines; nous ne pouvons en tenir compte.

Famille des Juglandacées. — Elle comprend 5 genres actuels: Juglans L., Carya Nuttall, Pterocarya Kunth, Engelhardtia Leschenault et Platycarya Sieb. et Zuccar. (1 esp.). — Juglans est connu dès l'époque cénomanienne ; les autres apparaissent avec divers étages tertiaires depuis l'Eocène. — Les Juglandacées occupent aujourd'hui les régions tempérées de l'hémisphère boréal ; on n'en compte guère qu'une trentaine d'espèces; une seule est spontanée de nos jours en Europe (Juglans regia L.) ; la paléobotanique nous apprend qu'elles y étaient, pendant les premières périodes tertiaires, aussi nombreuses qu'elles le

sont aujourd'hui en Amérique, que tous les genres actuels y étaient alors représentés, à l'exception de Platycarya. Pendant la période miocène encore elles s'avançaient vers le Nord beaucoup plus qu'aujourd'hui. Les genres Juglans, Carya et Pterocarya ont vécu au N. du cercle polaire et tout autour du pôle boréal pendant l'époque tertiaire; Engelhardtia a vécu en Europe à partir de l'Oligocène; Carya et Juglans vivaient encore dans l'Europe centrale, orientale et méridionale pendant la période pliocène; Pterocarya vivait encore à la même époque dans le midi de l'Europe avec notre Noyer; Carya ne se rencontre plus en Europe après la période pliocène. L'ère d'extension de la famille s'est donc singulièrement rétrécie en Europe. — Le genre Juglans (Noyer) comprend 8-9 esp.; elles habitent, à peu près toutes, les régions tempérées de l'hémisphère boréal; une est à la Jamaïque. Il est le plus anciennement connu, à partir du Crétacé supérieur, se trouve au Groenland et se développe dans la plupart des étages tertiaires en Europe. L'espèce la plus voisine de notre J. regia est J. acuminata Al. Braun qu'on a trouvé dans le Miocène des terres polaires, y compris les terres américaines, et dans le midi de l'Europe. Des formes très voisines des J. cinerea L. et nigra L., qui vivent aujourd'hui en Amérique, ont été reconnues dans les couches tertiaires les plus récentes d'Italie. J. regia l'a été dans le Pleistocène de Provence. — Les 12 esp. actuelles de Carya habitent le versant atlantique de l'Amérique boréale. Les Carya ont fait leur apparition dans l'Oligocène et on en connaît à l'état fossile, non seulement dans l'Amérique du

Nord jusqu'au Mexique, mais encore au Groenland, au Spitzberg, au Japon, sur les bords de la Baltique, en France, etc. Certains de ces fossiles rappellent parfaitement les C. oliviformis et myristicaeformis actuels de l'Amérique. — Les 4 esp. de Pterocarya s'étendent du Caucase au Japon avec leur limite méridionale au N. de la Perse. A l'époque tertiaire (Oligocène supérieur), le P. denticulata vivait au Groenland, dans l'Amérique boréale et en Europe; plusieurs autres espèces (dont l'une paraît identique au P. fraxinifolia, espèce endémique actuelle de la Transcaucasie) vivaient pendant la période miocène jusque dans l'Europe occidentale. — Le genre Engelhardtia compte 9 esp. répandues dans l'Insulinde, les Indes orientales et la Chine méridionale. Les Engelhardtia oligocènes, d'Armissan près de Narbonne en particulier, peuvent à peine être distingués d'E. serrata Blume, de Java.

Famille des Myricacées. — Les Myrica apparaissent dans le Crétacé moyen du Groenland et de l'Amérique du Nord, en Saxe et en Bohême; on en connaît dans l'Eocène inférieur de Sézanne; ils sont abondants en Europe pendant les périodes oligocène et miocène; c'est entre l'Oligocène inférieur et le Miocène moyen que ce genre paraît avoir atteint son maximum de développement.

Il ne comprend aujourd'hui que le genre Myrica, avec 32 espèces. Il est à peu près complètement tropical; deux espèces seulement sont en Europe. M. Gale L., connu déjà dans le Pliocène de France est aujourd'hui dans les tourbières de l'Europe atlantique depuis la Norvège. M. Faya Aiton, connu dans le Pleistocène à Madère, est aujourd'hui à Madère, aux

Canaries, dans le S. du Portugal et de l'Espagne. Ces deux espèces appartiennent à des sections différentes du genre. La section _Gale_ est répandue dans l'hémisphère austral tropical et subtropical, en Amérique, en Afrique, avec deux espèces dans l'Asie orientale. La section _Faya_ prédomine dans l'Insulinde et l'Asie tropicale, depuis le pied de l'Himalaya jusqu'à Bornéo. La section _Comptonia_, très répandue en Europe à l'époque tertiaire, n'est représentée de nos jours que par une seule espèce, en Amérique. De nombreuses _Comptonia_ vivaient encore en Europe et jusqu'au Groenland à l'époque pliocène.

Famille des _Nymphéacées_. – Nous empruntons un second exemple à un groupe très différent des Amentinées, mais dont l'origine connue remonte également au Crétacé. Les Nymphéacées font partie de l'ordre des Acycliques ou Polycarpiques auquel appartiennent aussi les Renonculacées et les Magnoliacées. Sur le passé des premières, actuellement herbacées pour la plupart, nous ne possédons pas ou à peu près pas de renseignements certains. Les Magnoliacées, végétaux arborescents, ne manquent pas dans les terrains crétacés et sont assez abondants dans les dépôts tertiaires; mais aucune Magnoliacée ne vit plus en Europe à l'état spontané, ce qui limite pour nous l'intérêt de cette famille.

Les Nymphéacées sont toutes aquatiques; ce sont ordinairement d'assez grandes plantes; leurs rhizomes, leurs feuilles, leurs fleurs, leurs fruits et leurs graines se distinguent aisément de ceux de presque toutes les

autres Dicotylédones, si bien que les renseignements fournis par les fossiles sont presque tous très sûrs. De plus des Nymphéacées se rencontrent aujourd'hui dans toutes les régions du monde, à l'exception des plus froides et plusieurs vivent dans nos pays tempérés d'Europe ; enfin leurs formes et leur mode de vie sont très différents de ceux des Amentinées. Ces raisons ont fixé notre choix.

Les Nymphéacées comptent 8 genres vivants, assez différents les uns des autres pour former 3 tribus et plusieurs sous-tribus, une cinquantaine d'espèces dont 32 appartiennent au seul genre Nymphaea ; deux genres (Brasenia Schreber et Euryale Salisbury) sont monotypes. — On connaît une Nymphéacée (Nelumbo) dans le Crétacé moyen du Groenland, une autre (Brasenia) dans le Crétacé supérieur du Canada. La famille occupe une place notable dans les flores tertiaires ; elle s'est étendue pendant cette période bien au N. du cercle polaire, au Spitzberg, à la terre de Grinnell, au Groenland.

Nelumbo Adanson compte de nos jours deux espèces ; l'une habite l'Amérique atlantique ; l'autre, N. nucifera Gaertner (Nelumbium speciosum Willd.), s'étend de la Perse à l'Australie occidentale par l'Asie subtropicale et le Japon. Or on connaît un Nelumbo fossile au Groenland, 2 dans l'Amérique du Nord (tertiaire du Colorado), un en Provence (Crétacé supr), un dans l'Europe centrale et méridionale (Oligocène et Miocène). N. gallo-provinciale Saporta, des environs de Marseille, est très voisin du N. nucifera qui décore si brillamment les bassins de notre jardin botanique. — Un Brasenia est connu dans le Crétacé

supérieur du Canada, où vit encore l'unique espèce actuelle du genre ; mais des *Brasenia* ont vécu en Europe pendant la période tertiaire et se sont maintenues en Danemarck et en Russie jusqu'après la première glaciation pleistocène ;

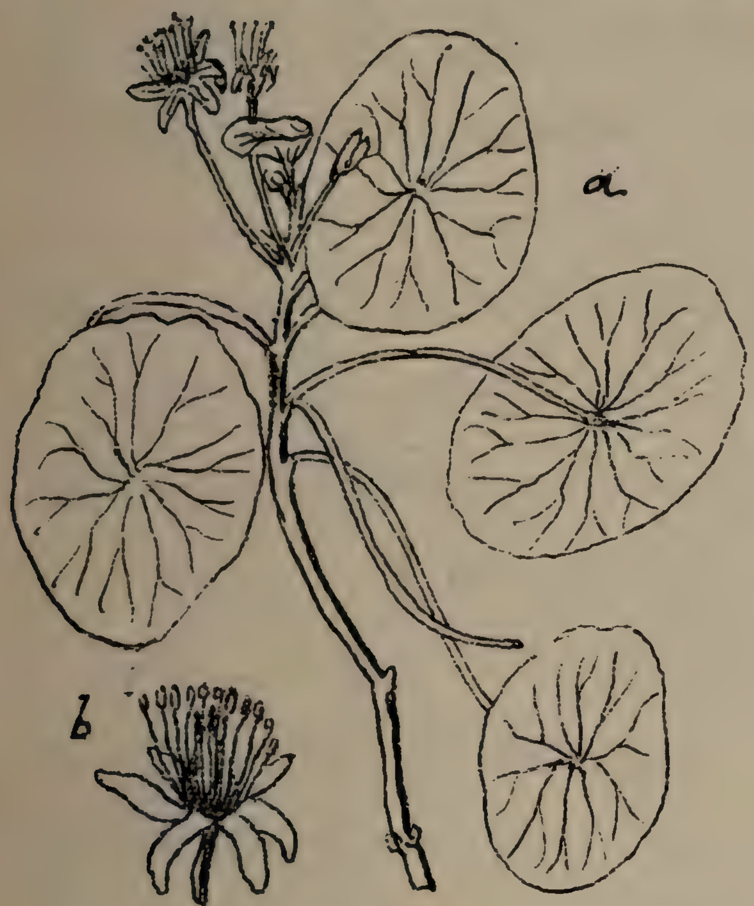


Fig. 51. – *Brasenia purpurea*.
a. fragment réduit au tiers
b. fleur d'après Britton et Brown.

les graines qu'ils ont laissées diffèrent à peine de celles du *Brasenia purpurea* Caspary (G. Andersson 1896.)

Les *Nymphaea* fossiles ne manquent pas et ne laissent pas de place au doute ; ils ne remontent guère au-delà de l'Oligocène, époque à laquelle ils vivaient au Spitzberg et à la terre de Grinnell. Ils paraissent avoir atteint de grandes dimensions (*N. Dumasi* Saporta, par ex.) et ont présenté une grande variété d'espèces dans l'Europe centrale et le midi de la France. – On a distingué sous le nom de *Anoectomeria* Saporta des rhizomes qui diffèrent de ceux de *Nymphaea* par quelques caractères anatomiques importants ; on ne connaît pas leurs équivalents dans la flore actuelle. – On ne sait rien du passé des *Cabomba*, *Victoria*, *Euryale* et *Barclaya*, à peu près rien des *Nuphar*. – Ces données suffisent à prouver que la répartition des Nymphéacées a été très différente de ce qu'elle est aujourd'hui. Elles ont été largement distribuées dans le N. de l'hémisphère boréal ; les trois

genres connus à l'état fossile ont eu aussi une distribution très différente de leur distribution actuelle. La paléobotanique explique la disjonction actuelle du genre Nelumbo, celle de l'unique espèce de Brasenia, des Nymphaea et, par extension, celle des Nuphar. Ces deux genres de Nymphéacées nous apparaissent, en France, comme des survivants de la période tertiaire.

Nous pourrions multiplier beaucoup ces exemples; nous verrions les mêmes faits se reproduire toujours sous des formes différentes et avec de légères variantes; ils ne nous apprendraient rien de plus.

Nous pouvons donc résumer ce que nous a appris le coup d'œil général que nous avons jeté sur les débuts de la végétation angiosperme, l'étude plus détaillée du passé des Amentinées et des Nymphéacées.

1°.- L'étude des débuts de la végétation angiosperme ne nous apprend rien sur la phylogénie du groupe; on ne connaît aucune forme qui puisse être considérée comme ancestrale par rapport aux Angiospermes. On ne saurait dire si les Monocotylédones sont antérieures aux Dicotylédones ou réciproquement; on doit seulement reconnaître que les Dicotylédones Apétales et Dialypétales sont plus nombreuses et plus variées, au début, que les Gamopétales.

2°.- On ne peut négliger l'histoire des formes fossiles tertiaires quand on cherche la raison de la distribution géographique des végétaux actuels.

3°.- En ce qui concerne les Amentinées, les

familles et presque tous les genres n'ont plus aujourd'hui la même distribution qu'à la fin de la période tertiaire. Elles étaient alors très répandues tout autour du pôle boréal et s'avançaient bien loin vers le S.

4°. - Toutes les espèces ont reculé vers le Sud leur limite septentrionale, à l'exception peut-être de quelques Saules. Beaucoup de genres, après avoir occupé une aire très vaste sur tout l'hémisphère boréal, sont aujourd'hui très localisés et singulièrement disjoints. Beaucoup d'espèces sont étroitement confinées loin de leurs congénères, fournissant de remarquables exemples d'endémisme.

5°. - La distribution actuelle de quelques espèces est expliquée par leur distribution antérieure; beaucoup sont endémiques par survivance. Pour beaucoup d'autres, sinon pour toutes, il est légitime de penser que leur distribution actuelle est la conséquence de leur distribution antérieure.

Chapitre VI.

Différenciation des climats. Constitution successive des flores actuelles.

Sommaire : — Climat de l'époque paléozoïque ; ère des Cryptogames vasculaires. — Climat de l'époque jurassique ; ère des Gymnospermes. — Différenciation des climats sur l'hémisphère boréal ; ère des Angiospermes. — Végétation éocène, oligocène, miocène, pliocène ; plantes actuelles de France observées dès la période pliocène. — Uniformité des conditions de l'hémisphère boréal. — Survivants de l'époque tertiaire. — Végétation pleistocène. Période de grande extension des glaciers ; la flore arctique dans l'Europe centrale ; les forêts pléistocènes en France ; deuxième période glaciaire ; modifications de la forêt en France. Origine arctique, orientale et méditerranéenne de la flore des hauts massifs européens. Colonies réfugiées. — L'hémisphère boréal pléistocène.

Lorsque nous avons abordé l'étude des flores paléozoïques, nous nous sommes à peu près exclusivement appuyé sur des documents fournis par l'Europe occidentale. Nous avons constaté que cette flore s'est sensiblement modifiée d'une période à une autre et que des changements considérables se sont produits entre deux périodes successives quelconques. Nous avons examiné les variations dans le temps sans nous soucier encore des modifications dans l'espace. Celles-ci ne nous ont occupé que plus tard ; à mesure que les recherches paléo-

botaniques s'étendaient à des pays plus éloignés, on reconnaissait que beaucoup de dépôts synchroniques de l'ère paléozoïque présentaient les mêmes caractères où qu'on les étudiât, et que les changements reconnus d'une période à la période suivante étaient les mêmes sur tous les points de la surface du globe où on a pu les étudier.

Climat de l'époque paléozoïque. Ère des Cryptogames vasculaires. – La flore dévonienne la plus ancienne sur laquelle nous ayons des données positives, est la même sur toute l'étendue du globe, de l'Australie à l'Europe et à l'Amérique. Elle n'est pas moins uniforme au début de la période carbonifère, dans le sens des latitudes, comme des deux pôles à l'Equateur. Les Lycopodinées arborescentes, les grandes Equisétinées, des Fougères extrêmement nombreuses formaient alors le fond de la végétation sur toutes les terres émergées. Pendant la période houillère encore, la flore de l'Europe, de l'Amérique du Nord, de l'Asie même orientale, de toute l'Afrique jusqu'au Cap demeure parfaitement uniforme et caractérisée partout par la prédominance des Cordaitées; sur cette vaste étendue, il y a identité spécifique des végétaux terrestres.

C'est seulement vers la fin de la période houillère qu'apparaissaient dans l'hémisphère austral des formes inconnues autour de nous, d'autres Filicinées (*Gangamopteris*, *Glossopteris*), d'autres Equisétinées (*Phyllotheca*), d'autres Gymnospermes (*Noeggerathiopsis*) associées d'ailleurs parfois dans une certaine mesure aux formes qui nous sont familières. Cette première

différenciation, contemporaine de nos dépôts houillers supérieurs (*Stéphanien*), divise la surface du globe en deux grandes provinces. Leur limite, imparfaitement jalonnée encore, passe bien au nord de l'Équateur sur le continent asiatique, s'infléchit brusquement vers le Sud pour atteindre le continent africain au Sud du Zambèze, et paraît traverser l'Amérique australe vers le 30e parallèle. La flore paléozoïque que, pour abréger, nous nommerons australe, avait du reste le même caractère paléozoïque que la flore boréale synchronique. La végétation houillère, mieux connue que toutes les autres végétations paléozoïques, révèle une grande uniformité de climat, à la fois très chaud et très humide, sans saisons appréciables. Les grands arbres à troncs nus, chez lesquels les tissus mécaniques étaient si peu développés, creusés de grandes et nombreuses lacunes dans leurs tiges et leurs feuilles, indiquent une vie presque aquatique que confirment les plantes de petite taille (Annularia), ainsi que les Fougères et Marattinées avec leurs énormes surfaces transpiratoires.

L'ère paléozoïque, qui mérite le nom d'ère des Cryptogames vasculaires, embrasse tous les temps paléozoïques. L'apparition de Conifères (Walchia), de Cycadinées date de son déclin, de l'époque permienne. En même temps qu'apparaissent ces types nouveaux, les anciens s'éteignaient peu à peu, effaçant les différences qui avaient existé jusque là entre une province boréale et une province australe.

Climat de l'époque jurassique. Ère des Gymnospermes.

– Lorsque débute l'ère secondaire, la végétation du globe a revêtu de nouveau le même

aspect général, sans avoir pourtant retrouvé la complète uniformité des débuts de l'époque paléozoïque. Il est impossible de reconnaître encore les modifications qui se sont produites d'un lieu à un autre au cours des temps secondaires. On doit donc se contenter de les étudier dans leur ensemble.

Dès les premiers dépôts triasiques, on reconnaît que les Fougères ont perdu de leur importance; les Equisétinées et les Lycopodinées diminuent rapidement. Les Cordaitées disparaissent ou à peu près. D'autres Gymnospermes les remplacent; ce sont des Salisburiées, des Cycadinées, des Conifères plus voisins que les Cordaitées des Gymnospermes qui vivent de nos jours. Les Equisétacées du genre <u>Equisetum</u> prennent un grand développement; les choses se passent ainsi jusqu'à la fin de l'époque jurassique. <u>L'ère des Gymnospermes</u>, comme on peut la nommer, débute donc avec le Trias; elle finit avec les derniers étages jurassiques. Assez pauvre au commencement du Trias, cette flore s'enrichit dès le début du Rhétien. Sur toute la surface du monde, de l'Europe à la Chine et au Tonkin d'une part, au Chili d'autre part, c'est la même flore formée des mêmes types spécifiques; les Fougères et les Marattiées n'y manquent pas, mais appartiennent à des genres pour la plupart inconnus pendant la période paléozoïque. Les Salisburiées et les Conifères montrent des types nouveaux différents encore de leurs congénères actuels. Cette transformation se poursuit à l'époque liasique; on y voit apparaître pour la première fois des genres de Filicinées qui ont persisté jusqu'à nos jours, <u>Osmunda</u>, <u>Gleichenia</u> <u>Dicksonia</u>

parmi les Fougères et Danaea (Marattiacées); plus haut apparaissent les Ginkgo, puis à côté de Conifères disparus, les premiers Araucaria et Widdringtonia; et toute cette végétation a été répandue d'une manière uniforme du Spitzberg à l'Afrique du Sud, de l'Europe à l'Australie. Partout ce sont les mêmes formes et les mêmes associations, dénotant une parfaite conformité des conditions climatiques.

Les flores du Jurassique tout à fait supérieur et de l'Infra-Crétacé de l'Est de la France, du Portugal, de Potomac en Virginie, etc., présentent encore une frappante identité de types qui tend à prouver que les climats n'étaient pas encore différenciés, au moins sur toute l'étendue de l'hémisphère boréal, du Groenland au Japon et, par là, à l'Amérique atlantique. Les Fougères néo-jurassiques et infra-crétacées nous montrent un nombre toujours plus grand de types actuels, Gleichenia, Osmunda, Aspidium, Asplenium au milieu des formes disparues; parmi les Cycadacées, apparaissent les Zamia; Sequoia, Glyptostrobus, Torreya, parmi les Conifères.

Différenciation des climats sur l'hémisphère boréal. - Ère des Angiospermes. - C'est dans les premiers dépôts infra-crétacés qu'on a observé les premiers végétaux angiospermes; associés, au début, à un nombre beaucoup plus grand de Fougères et de Gymnospermes, ils deviennent bien vite plus fréquents et plus variés et sont déjà prédominants dans le Crétacé proprement dit; les Fougères passent

à l'arrière plan. — Les différents étages du Crétacé supérieur voient s'accomplir la transformation de la flore qui prend une physionomie nouvelle, celle qu'elle a aujourd'hui dans les régions de climat subtropical. Des Palmiers apparaissent; le genre Cycas existe; parmi les Conifères, les Podocarpus se montrent et, avec ces types qui survivent mais se rattachent aux groupes les plus développés jusque là, apparaissent aussi des arbres voisins de ceux qui sont le plus répandus dans les flores boréales actuelles, des Peupliers, Saules, Chênes, Hêtres, Bouleaux, Noyers, Acer, Hedera, Cornus, Viburnum, Myrica, et des genres qui nous sont moins familiers, Liquidambar, Platanus, Artocarpus, Persea, Cinnamomum, Liriodendron, Eucalyptus. Jusque là, rien ne nous a révélé à la surface du monde une différence de climat et de végétation. La végétation était la même au Groenland et en Australie. C'est seulement tout à la fin de la période crétacée que se manifestent quelques différences suivant les latitudes (voy. p. 141): un triage se fait. Certains types cessent d'être autour du pôle arctique. La végétation arctique perd peu à peu son caractère tropical pour se rapprocher de celle de nos pays tempérés. On suit sans peine, du N. au S., ce recul qui s'est poursuivi pendant toute la durée des temps tertiaires.

L'ère des Angiospermes commence donc avec l'époque crétacée et ces végétaux ont vite conquis la première place; mais en même temps les différences climatiques interviennent qui nous obligent à concen-

tier notre attention sur l'hémisphère boréal, le seul sur lequel nous soyons assez renseignés.

Végétation éocène. — Sur le territoire qui forme aujourd'hui l'Europe occidentale, la végétation éocène a encore un caractère franchement tropical. Les Palmiers y sont nombreux, les Amentinées, si caractéristiques des climats tempérés actuels, y sont représentés, mais en mélange avec d'autres végétaux dont il faut chercher les congénères dans les régions subtropicales de l'Asie, de l'Insulinde ou de l'Amérique du N. — Il faut s'avancer de 20 degrés vers le sud pour trouver l'analogue de cette flore. Les travertins de Sézanne, en Champagne, les calcaires lacustres de Célas, en Languedoc (L. Laurent, 1899), les marnes de Gelinden, en Belgique, de Novale en Italie (Squinabol, 1901), fournissent des renseignements concordants sur la composition des flores éocènes de l'Europe occidentale.

Végétation oligocène. — La flore oligocène d'Europe paraît plus riche encore que la flore éocène. Les Palmiers y sont très abondants jusque sur les bords de la Baltique, et y manifestent, en Provence et en Languedoc (gypses d'Aix, marnes d'Armissan, lignites de Manosque, etc., etc.,), une grande diversité. Des Conifères nouvelles surviennent chez nous : Taxodium, Libocedrus, Glyptostrobus, Sequoia, représentés par des espèces à peine distinctes de celles qui vivent aujourd'hui sur d'autres continents ; il y a encore des Cycadacées, en petit nombre. Les Monocotylédones et les Dicotylédones se multiplient, accusant toujours le caractère subtropical de la végétation. Mais il est particulièrement important de noter qu'on voit apparaître pour la première fois, chez les Angiospermes comme

chez les Gymnospermes, des formes se rattachant directement aux types vivants. Ce sont, en particulier, des Juniperus, Chamaecyparis, Smilax, Salix, Populus, Alnus, Ostrya, Castanea et Fagus, Ulmus et Celtis, Laurus, Cercis, Crataegus, Acer, Pistacia, Rhamnus, Olea, Styrax, Fraxinus (de Saporta). – Les célèbres dépôts oligocènes d'ambre du Samland (Allemagne du Nord) paraissent appartenir à un niveau un peu inférieur à celui des principales flores oligocènes du midi de la France.

Végétation miocène. – La flore miocène de l'Europe occidentale est riche encore, mais elle perd peu à peu les types tropicaux qui font place à une proportion de plus en plus forte d'espèces arborescentes à feuilles caduques. Le climat paraît avoir été caractérisé par des saisons peu tranchées, par des hivers doux et des étés pluvieux. Les Chênes du type Robur (si caractéristiques de l'Europe occidentale) apparaissent; on trouve sous les volcans de l'Ardèche Quercus Ilex et coccifera. On reconnaît en même temps dans notre flore Castanea atavia qui paraît être l'ancêtre de C. vulgaris, Salix cinerea, Fraxinus Ornus, Cercis Siliquastrum, Vitis vinifera; des Populus, Juglans, Celtis, Acer, Tilia, Ilex sont voisins de ceux que nous connaissons aujourd'hui dans la France méridionale ou dans la région méditerranéenne. – Les Palmiers sont de plus en plus clairsemés; les Ginkgo, Sequoia, Taxodium, Libocedrus, Callitris, Glyptostrobus abandonnent définitivement notre pays à la fin du Miocène ou au début de la période pliocène.

La flore miocène de l'Europe occidentale est connue surtout grâce aux dépôts de la mollasse d'eau douce d'

Œningen en Suisse, aux tufs contemporains des Coirons et de Privas (Boulay, 1887), de la vallée de la Sègre en Cerdagne, aux calcaires lacustres de Gergovie (Boulay 1899) et aux argiles fossilifères du bassin de Marseille (de Saporta) appartenant à un niveau inférieur à celui des premiers.

Dans son ensemble la flore miocène de l'Europe centrale et méridionale ressemble beaucoup à la flore actuelle de l'Amérique du Nord occidentale et présente aussi des rapports incontestables avec celle de la Chine méridionale, un certain nombre de termes communs avec les régions au sud du Caucase.

Végétation pliocène. – Le mouvement de recul des flores tropicales continue avec la période pliocène. Chamaerops humilis est le seul Palmier qui se maintienne en Provence jusqu'à la fin de la période ; mais on constate toujours, même sous les latitudes de la France moyenne et sur des massifs montagneux aussi élevés alors qu'ils le sont aujourd'hui (Cerdagne, plateau d'Auvergne) une forte proportion de genres et d'espèces qui sont incapables de vivre sous des climats tempérés-froids, comme Torreya, Bambusa, Smilax, Laurus, Sassafras, Viburnum Tinus, Cassia, Celastrus, Zizyphus, Sterculia et Grewia.

Dans le bassin méditerranéen, à Théziers, à Vaquières, vivaient encore des Sequoia, Glyptostrobus, Platanus et Liquidambar, Persea, Zelkowa, Liriodendron qui n'y sont plus aujourd'hui (Boulay, 1890) ; mais au milieu d'eux, les formes les plus répandues maintenant autour de nous sont de plus en plus abondantes.

A l'époque pliocène, les espèces suivantes qui appartiennent à la flore actuelle de la France, occu-

paient déjà le territoire de notre pays.

Plantes actuelles de la France
qui y ont été observées dès la période pliocène.

Polypodium vulgare L.
Larix europaea L.
Pinus halepensis Miller
Smilax aspera L. var.
Populus alba L.
—— tremula L.
Salix alba L.
—— viminalis L. (ou incana)
Alnus glutinosa Gaert.
Betula alba L.
Fagus sylvatica L.
Quercus coccifera L.
—— Ilex L.
—— Fontanesii Gussone
—— Tozza Bosc
—— Robur L. (sensu lato)
Juglans regia L.
Ulmus effusa Wild.

Laurus nobilis L.
Crataegus oxyacanthoides Goep.
Punica Granatum L.
Buxus sempervirens L.
Hedera Helix L.
Cornus Mas L.
Ilex Aquifolium L.
Acer opulifolium Villars
—— pseudoplatanus L.
—— platanoides L.
—— campestre L.
—— monspessulanum L. (ou forme voisine)
Vaccinium uliginosum L.
Phillyrea media L.
—— latifolia L.
Fraxinus Ornus L.
Nerium Oleander L.

Un petit nombre d'entre elles étaient en France dès la fin de la période miocène (Quercus coccifera, Fraxinus Ornus). Toutes fournissent la preuve que leur extension actuelle vers le Nord est moins grande qu'alors; la plupart de celles qui vivent encore dans le pays sont moins haut dans le massif d'Auvergne, ou moins avant dans les vallées, plus rapprochées des rives de la Méditerranée. D'autres n'ont pas su se maintenir au nord de la mer intérieure, désormais consti-

tuée telle à peu près que nous la connaissons ; nous les trouvons au sud de la région méditerranéenne, comme Juniperus drupacea, Abies Pinsapo, Chamaerops humilis, Ilex canariensis, Laurus canariensis. Quelques unes ont leurs représentants actuels les plus proches en Orient, comme Parrotia, Diospyros, Pterocarya, Platanus, et se sont même conservées à peu près sans modifications au sud du Caucase, comme Zelkowa crenata et Alnus stenophylla. – C'est sur le continent américain qu'il faut chercher les congénères des Sequoia, Liriodendron, peut-être ceux du Liquidambar, Celastrus et d'autres qui, dans l'Europe occidentale, n'ont pas survécu à la période pliocène.

Uniformité des conditions de l'hémisphère boréal. – Nous avons de plus en plus concentré notre attention sur l'Europe occidentale pour y étudier les transformations de la flore consécutives aux changements de climat. Contentons-nous d'ajouter que le retrait des formes tropicales vers le Sud que nous y observons depuis les débuts de l'époque tertiaire se manifeste de la même manière sur tous les continents boréaux. Tout autour du pôle arctique, une flore identique à elle-même jusque dans les types spécifiques a occupé pendant les mêmes périodes toutes les terres émergées, si bien qu'il est légitime de considérer les régions qui environnent le pôle arctique comme ayant été, depuis l'apparition des végétaux angiospermes, le foyer d'où sont issues toutes les flores des régions tempérées de l'hémisphère boréal. On sait très peu de chose encore des flores tertiaires dans les régions tropicales et australes pour que nous essayions d'en ébaucher l'histoire.

<u>La paléobotanique justifie le groupement admis pour les terrains tertiaires</u>. — Il résulte aussi de ce que nous avons appris sur les flores tertiaires que les différentes périodes qu'y distinguent les géologues sont distinctes aussi au point de vue paléobotanique et qu'elles présentent de l'une à l'autre des liens de continuité qui en justifient le groupement tel qu'il est généralement admis.

Nous avons signalé plus haut une ressemblance frappante entre la flore miocène de l'Europe occidentale et la flore actuelle de l'Amérique du Nord tempérée. Cette ressemblance n'avait pas cessé pendant la période pliocène, mais elle était moins complète, parce qu'un certain nombre de végétaux, et précisément de ceux qui la rendaient si grande, avaient cessé de vivre dans notre pays.

<u>Survivants de l'époque tertiaire</u>. — Il y a tout lieu d'être frappé, en effet, de la grande richesse de la flore américaine en espèces arborescentes ou ligneuses appartenant à une foule de familles et de genres qui étaient représentés chez nous aux périodes miocène et pliocène, qui ne le sont plus ou qui n'ont plus qu'un représentant dans l'Europe occidentale tempérée ou dans l'ensemble de la région méditerranéenne. Sans dépasser, vers le Sud, la latitude moyenne de la Méditerranée, on compte dans l'Amérique boréale plus de 450 esp. de végétaux ligneux parmi lesquels il suffit de citer en dehors des Conifères (<u>Taxodium</u>, <u>Thuja</u>, <u>Chamaecyparis</u>, etc.), les <u>Planera</u>, <u>Celtis</u>, <u>Liriodendron</u>, <u>Persea</u>, <u>Sassafras</u>, <u>Liquidambar</u>, <u>Cercis</u>, 11 <u>Smilax</u>, 13 <u>Juglans</u> ou <u>Carya</u>, 4 <u>Myrica</u>, 22 <u>Quercus</u>, 5 <u>Magnolia</u>, 7 <u>Rhus</u>, 9 ou 10 <u>Ilex</u>, 9 <u>Acer</u>, 10 <u>Vitis</u>, 4 <u>Aralia</u>, 9 <u>Cornus</u>, 3 <u>Styrax</u>, 6 <u>Fraxinus</u>, 14 <u>Viburnum</u>.

On observe, à un moindre degré, quelque chose de pareil au sud du Caucase et dans la Chine méridionale.

Tout tend à démontrer que le creusement de la Méditerranée, qui date du début de la période pliocène, est la cause principale de la pauvreté relative actuelle de la flore de l'Europe occidentale. Lors du refroidissement glaciaire, la majorité des espèces tertiaires y ont succombé, dans l'impossibilité de trouver un refuge au sud des limites qu'elles avaient eues jusque-là. Dans l'Amérique du Nord, en Chine, dans la région du Caucase, elles ont trouvé de vastes territoires où elles ont pu vivre, d'où elles ont pu regagner le Nord lorsque le climat fut redevenu plus clément.

Aux espèces que le climat glaciaire en chassait, le massif des Balkans (qui n'était pas encore séparé de l'Italie méridionale par la fosse Adriatique), assurait un refuge sur tout le pays qui forme aujourd'hui la Macédoine, la Thessalie et la Grèce; aussi la végétation tertiaire y a-t-elle laissé de nombreux survivants: _Pinus leucodermis_ Antoine, _P. Peuce_ Grisebach, tout voisin de _P. excelsa_ de l'Himalaya, _P. Omorica_ Masters, voisin des _P. ajanensis_ de l'Asie orientale et _P. sitchensis_ de l'Amérique du Nord, _Daphne Blagayana_ Freyer, _Ribes multiflorum_ Kitaibel, _Rhamnus fallax_ Boissier _Lonicera glutinosa_ Visiani.

Laissant de côté les Cryptogames vasculaires et les Gymnospermes, nous pouvons considérer les espèces suivantes de la flore de France comme étant sûrement des survivants des flores tertiaires.

Smilax aspera L.
Ostrya carpinifolia Scopoli
Myrica Gale L.
Ficus Carica L.
Laurus nobilis L.
Berberis vulgaris L.
Osyris alba L.
Evonymus europaeus L.
Ilex Aquifolium L.
Vitis vinifera L.
Buxus sempervirens L.
Hedera Helix L.
Anagyris fœtida L.
Cercis Siliquastrum L.
Ceratonia Siliqua L.
Coriaria myrtifolia L.
Paliurus australis Rœm. et Sch.
Pistacia Terebinthus L.
—— Lentiscus L.
Rhus Cotinus L.
—— Coriaria L.
Myrtus communis L.
Jasminum fruticans L.
Ligustrum vulgare L.
Fraxinus Ornus L.
Nerium Oleander L.
Vitex Agnus Castus L.

Il est légitime de considérer également comme survivants de l'époque tertiaire tous nos Frênes, nos Erables, nos _Phillyrea_, de même que les _Juglans_, _Pterocarya_, _Celtis_, _Zelkowa_, _Platanus_, _Diospyros_, _Punica_, _Parrotia_, _Æsculus_, _Olea_, _Capparis_ isolés dans la flore de l'Europe centrale ou méridionale et de l'Orient. Il y faut joindre sans doute le Gui (_Viscum album_) et l'_Arceuthobium_ de l'Oxycèdre. – En outre de ces végétaux sur les migrations desquels nous sommes assez renseignés parce que, grâce à leur qualité d'espèces ligneuses, ils ont été conservés souvent à l'état fossile, il semble que certaines plantes herbacées de l'Europe occidentale reconnaissent la même origine. C'est, du moins, à défaut de documents paléobotaniques, la conclusion à laquelle conduit une comparaison attentive des

espèces de certains genres et de leur distribution géographique sur l'hémisphère boréal. Nous ne nous étendrons pas longuement sur ce sujet.

Remarquons cependant 1° que sur plus de 500 espèces vasculaires communes à l'Amérique boréale et au continent eurasiatique, il y a très peu d'espèces ligneuses, que presque toutes sont herbacées; 2° que les espèces herbacées communes aux continents boréaux appartiennent surtout aux familles que nous savons avoir existé pendant les dernières périodes tertiaires; ce sont surtout des Dicotylédones Dialypétales (incl. Apétales); les Gamopétales communes sont beaucoup moins nombreuses (résultat qui concorde avec celui que nous a donné l'observation comparative des espèces ligneuses); 3° que les familles et les genres sur lesquels les dépôts tertiaires ne nous ont donné aucun renseignement sont précisément ceux qui n'ont pas de représentants communs aux continents boréaux ou qui en ont extrêmement peu; 4° que les familles sur lesquelles la paléobotanique nous renseigne le moins sont aussi celles qui sont représentées sur les divers continents par des genres parallèles; c'est le cas en particulier pour un certain nombre de familles Gamopétales considérées comme occupant les rangs les plus élevés de la série des Dicotylédones. — Presque toutes les Cryptogames vasculaires de l'Europe lui sont communes avec l'Amérique boréale; beaucoup d'espèces de Glumiflores (Graminées, Cypéracées, Juncacées), de Monocotylédones aquatiques de l'ordre des Fluviales ou

Hélobiées, des Polygoninées, etc., sont communes aux deux continents atlantiques. Au contraire, très peu de Crucifères, de Caryophyllacées, de Malvacées, encore moins de Composées, de Solanacées, de Scrophulariacées, de Labiées se trouvent à la fois en Amérique et en Europe.

En somme, nous sommes amenés à penser que l'insuffisance de la statistique paléofloristique (v. p. 24) est la cause principale de notre ignorance relativement au passé d'un grand nombre d'espèces herbacées de la flore européenne; et nous croyons qu'il est légitime d'admettre qu'elles ont, de la même manière que les espèces ligneuses, subi les mêmes événements. C'est pourquoi nous n'hésitons pas à attribuer une origine tertiaire à certains genres de la flore européenne et en particulier de l'Europe méridionale. Ce sont, entre autres, parmi les Monocotylédones: Arum L., Acorus L. et Calla L., Tamus L. et Bordeтea Miégeville, Aphyllanthes L.; parmi les Dialypétales: Asarum L. et Cytinus L., Isopyrum L., Coptis Salisbury et Actaea L., Nymphaea L., Chrysosplenium L., Adoxa L.; Acanthus L., Wulfenia Jacquin, Ramondia L. C. Richard et Haberlea Frivaldsky parmi les Gamopétales

On possède des renseignements plus ou moins positifs sur le passé de quelques-uns de ces genres, sur Asarum, Trapa et Nymphea par exemple (v. p. 159). G. de Saporta a même décrit dans l'Infra-Crétacé du Portugal « une empreinte à peine visible » qu'il a rapportée au genre Adoxa. Les caractères indiqués par

l'auteur ne nous permettent pas de considérer cette détermination comme certaine.

La distribution actuelle de quelques-uns de ces genres donne beaucoup de poids à l'hypothèse de leur origine tertiaire. Quelques-unes de ces plantes méritent une mention particulière.

Aphyllanthes monspeliensis L. constitue un genre monotype très isolé à côté des Johnsoniées dont les 21 esp. réparties entre 7 genres sont exclusivement australiennes, non loin des Aloées qui sont surtout dans l'Afrique australe; Aphyllanthes représente un type réduit des Liliacées qui ne se rattache à aucune plante de la même famille connue sur l'hémisphère boréal.

Le genre Borderea (Dioscoracées) comprend deux espèces, l'une endémique dans les Pyrénées centrales françaises, l'autre au Chili, très voisines d'ailleurs l'une de l'autre. Les Borderea se rattachent aux 150 esp. de Dioscorea dispersées dans toutes les régions tropicales ou subtropicales du monde.

Adoxa Moschatellina L. est encore une espèce monotype qui se trouve sur tout l'hémisphère boréal tempéré. Le genre a été ballotté des Araliacées aux Saxifragacées et aux Caprifoliacées. Eichler a définitivement marqué sa place à côté de ces dernières; mais l'Adoxa en diffère assez pour former à lui seul une petite famille distincte.

Le genre Wulfenia Jacquin (Scrophulariacées) est géographiquement isolé de tous les genres voisins, tous asiatiques ou américains. Il comprend 5 esp. W. carinthiaca Jacq. est dans les Balkans (Carinthie et Albanie) en deux localités de la zone du Rhododendron où il abonde; W. orientalis Boissier est endémique en Syrie; W. Amherstiana Bentham

vit dans l'Himalaya et le Turkestan entre 2300 et 3600 m. Deux autres espèces (W. Houghtoniana et W. rubra) appartiennent au domaine des prairies, au cœur du continent américain boréal; c'est encore un remarquable exemple de disjonction des espèces d'un même genre.

Ramondia Richard et Haberlea Frivaldsky, très proches l'un de l'autre, appartiennent aux Gesnériacées-Cyrtandrées; toutes les espèces comprises dans cette tribu sont tropicales ou subtropicales; on cultive dans nos serres chaudes les Gloxinia et Achimenes qui leur sont étroitement apparentés. On compte trois Ramondia, l'un aux Pyrénées vers 2000 m. (R. pyrenaica Richard), deux en Serbie (R. serbica et R. Nathaliae). — Haberlea est monotype; H. rhodopensis Frivaldsky est endémique dans le massif du Rhodope (Balkans). — Ramondia et Haberlea fournissent l'un des plus remarquables exemples de disjonction générique.

Les genres monotypes offrent aussi un intérêt particulier, soit qu'ils occupent une aire très étendue comme Adoxa, soit que leur aire soit restreinte comme celle de l'Aphyllanthes. Les genres Cynomorium Micheli (Balanophoracées), Coris L. (Primulacées), les genres Cneorum L. et Thelygonum L. qui constituent, chacun avec une seule espèce, une famille rattachée, l'une à l'ordre des Térébinthinées, l'autre aux Urticinées, nous proposent, relativement à la végétation méditerranéenne, des problèmes pour la solution desquels des données nous manquent.

Nous avons dit que les données paléobotaniques justifient le groupement des différents étages tertiaires tel qu'il est généralement admis par les géologues.

Végétation pléistocène. — Un événement très important a modifié profondément alors l'aspect de la végétation de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie. Le climat subit un refroidissement considérable que la végétation arborescente si variée et si développée jusque là n'a pu supporter. Elle a été en grande partie anéantie en Europe; dans les dépôts européens de cet âge ou dans les dépôts postérieurs, on ne trouve plus la trace de la plupart de ces arbres dont nous venons de nous occuper à l'occasion de la comparaison de la flore européenne et de la flore de l'Amérique du Nord.

Cette disparition inaugure un nouvel état de choses. L'ère tertiaire est passée. Il ne sera plus question maintenant d'apparition de groupes nouveaux ou de disparition de séries anciennes. Nous assisterons à des changements de distribution des êtres vivants, sans que la composition générale de la flore ou de la faune soit sensiblement modifiée. C'est l'époque moderne de l'histoire du monde qui commence, l'époque pléistocène dont nous sommes les témoins, à laquelle nous appartenons. Elle comprend au moins trois phases principales, deux périodes de refroidissement très marqué de l'hémisphère boréal, séparées par une phase de réchauffement. Sans pousser plus loin l'analyse, nous nous en tiendrons à ces trois périodes principales que nous étudierons surtout en Europe et en France.

Période de grande extension des glaciers. — L'ère pléistocène commence par une période froide pendant laquelle le massif scandinave a été recouvert, comme le Groenland l'est aujourd'hui, d'une puissante calotte de glace, débordant bien au-delà des limites de ce massif jusque sur l'Ouest de l'Angleterre, jusqu'au centre

de l'Allemagne, à la Russie centrale et méridionale (Ramsay 1898, J. J. Sederholm 1899)[1]. La plaine de l'Europe centrale resserrée entre le bord méridional de l'inlandsis scandinave et les moraines frontales des glaciers des Alpes fut couverte de toundras semblables aux toundras sibériennes. La faune et la flore qui les caractérisent ont vécu en Danemarck (Hartz), en Angleterre (Cl. Reid), en Belgique, en Brandebourg, jusqu'en Saxe (Nehring) et dans la plaine suisse (C. Schröter), en Russie. — Betula nana, Dryas octopetala, Salix polaris, retusa, reticulata, hastata, herbacea, Polygonum viviparum, Saxifraga oppositifolia peuplaient les tourbières qui couvraient cette partie de l'Europe, avec les animaux qui habitent aujourd'hui les toundras arctiques. Les renseignements concordent sur ce point, si nombreux qu'ils ne laissent pas de place au doute. M. Nathorst pense que le Betula odorata a été le seul arbre capable de vivre alors au nord des Alpes.

Fig. 52. — A. Salix reticulata. Feuilles fossiles pléistocènes de la Suède méridionale
B. Dryas octopetala d'après Nathorst.

Ces végétaux sont venus du Nord jusqu'au pied des Alpes pendant cette période. Leurs restes jalonnent les voies qu'ils ont suivies et marquent, par le niveau qu'ils occupent,

(1) On trouve jusque dans le sud de la Russie des blocs erratiques formés d'un granite et d'autres roches propres à la Finlande.

la date de l'invasion. Ils venaient bien du Nord et ne descendaient pas des Alpes; si, en effet, presque toutes ces espèces habitent aujourd'hui les hautes montagnes de l'Europe, certaines, comme Salix polaris, sont tout autour du pôle arctique et ne vivent pas dans les Alpes; la présence de cette espèce dans les dépôts glaciaires de la plaine suisse suffirait à prouver l'émigration de cette flore du Nord au Sud.

Le climat de la première période glaciaire a été moins sévère dans l'Europe occidentale si l'on en juge par ce que nous savons de la flore des lignites de Jarville près de Nancy et de Bois-l'Abbé près d'Epinal qui en sont contemporains. M. Fliche y a recueilli :

Pinus montana	Rhyncospora alba
Picea excelsa	Alnus incana
— obovata	Betula pubescens
Larix europaea	Menyanthes trifoliata
Elyna spicata	Loiseleuria procumbens
Eriophorum vaginatum	Arctostaphylos Uva-ursi

Cette floule de tourbières de plaines indique un climat plus rude que le climat actuel des hautes Vosges; elle est comparable à celle des forêts de la Suède septentrionale et de la Finlande; mais du moins était-ce encore une végétation forestière.

Nous savons d'ailleurs que la plupart des genres d'Amentinées et beaucoup d'autres arbres répandus maintenant autour de nous étaient largement développés dans l'Europe occidentale dès l'époque pliocène. Nous savons même qu'ils formaient dès lors en Auvergne une flore montagnarde nettement différenciée de celle des plaines

où vivaient encore un nombre assez élevé d'espèces subtropicales. Cette végétation montagnarde formée d'arbres à feuilles caduques, par conséquent adaptée aux changements de saisons, dut abandonner les montagnes lors de l'extension des glaciers; détruite dans les montagnes, elle se réfugia sur les collines les mieux drainées et s'installa dans les plaines relativement chaudes de l'Europe occidentale et méridionale, peuplant les stations les plus favorisées des régions dont la végétation subtropicale était anéantie. C'est de l'époque glaciaire que date l'extension de nos Amentinées sur toutes les plaines de la France méridionale.

Cependant les glaciers des Alpes étaient aussi beaucoup moins étendus sur les versants S. et E. du massif. Quelques espèces tertiaires exigeant un climat tempéré chaud ont pu se maintenir alors dans les vallées inférieures des Alpes méridionales et sur les bords de la Méditerranée où nous les retrouvons comme des espèces survivantes ou réfugiées (voy. p. 175).

<u>Période interglaciaire</u>. – La seconde période pléistocène est marquée par un réchauffement du climat. Il devient à la fois plus sec et plus chaud en été, froid seulement en hiver et d'autant plus qu'on s'avance davantage vers le Nord. L'<u>inlandsis</u> scandinave subit un retrait énorme et laisse libre la plus grande partie de la péninsule; les glaciers des Alpes reculent jusque dans les hautes vallées, leurs moraines dessinant dans les plaines de l'Europe leurs limites antérieures. Les plaines de l'Europe centrale sont parcourues par des animaux surtout herbivores qui habitent maintenant les steppes de l'Europe orientale ou de l'Asie transcaspienne. Cette faune

très pure dans l'Europe orientale est de plus en plus mélangée vers l'Ouest ; on en trouve pourtant des représentants jusqu'en Angleterre et dans la France occidentale (Charente).

Le climat de cette période, sec dans la grande plaine européenne et vers l'Est, n'a pas été favorable à la fossilisation des végétaux. L'Europe occidentale jouissait d'un climat plus humide, plus favorable aussi à la formation de dépôts fossiles et à leur conservation.

C'est de cette période de réchauffement interglaciaire que datent probablement les tufs de Kiffis dans le Sundgau (Alsace), de Lorraine et du Luxembourg, de Champagne, de l'Ile-de-France étudiés par M. Fliche, probablement aussi ceux de la vallée de la Vis dans les basses Cévennes (Boulay, 1887), de Roquevaire près de Marseille et du col de Lautaret (Kilian, 1894). Nous sommes documentés sur la flore de la France à cette époque. Elle dénote en général un climat plus humide et aussi un peu plus chaud et plus égal que le climat actuel des mêmes localités. A côté d'espèces qui y abondent encore, Fagus sylvatica, Quercus pedunculata, Corylus Avellana, Betula alba, Salix cinerea, Ulmus campestris, Fraxinus excelsior, Ligustrum vulgare, Cornus sanguinea, etc., d'autres comme Tilia platyphylla, Acer pseudo-platanus et platanoides réclament un climat frais qu'elles ne trouvent plus aujourd'hui dans le N-E de la France ; Buxus sempervirens, Acer opulifolium, Juglans regia, Ficus Carica, Laurus nobilis, Cercis

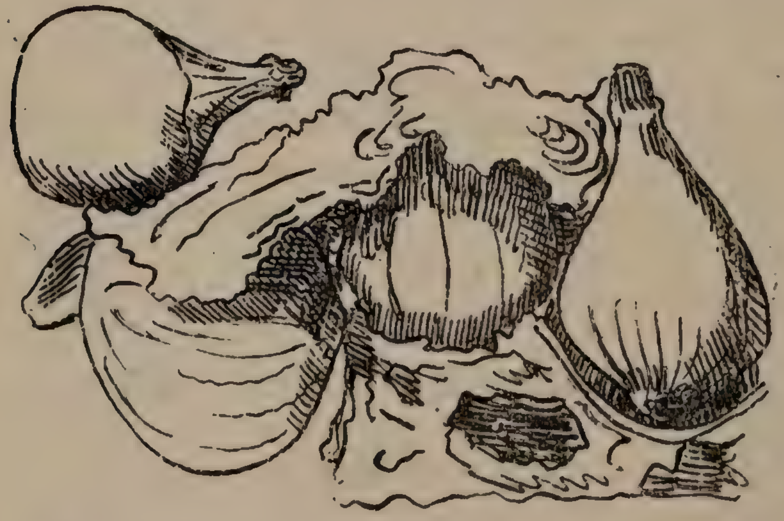


Fig. 53.- Ficus Carica
Fruits fossiles des tufs de Castelnau.
d'après G. Planchon.

Siliquastrum trouvés dans l'Ile-de-France et en Champagne dénotent aussi une température plus élevée ou du moins des hivers moins froids qu'aujourd'hui. A la même période Chamaerops humilis vivait encore aux environs de Marseille; Vitis vinifera, notre vigne cultivée, était spontanée en France.

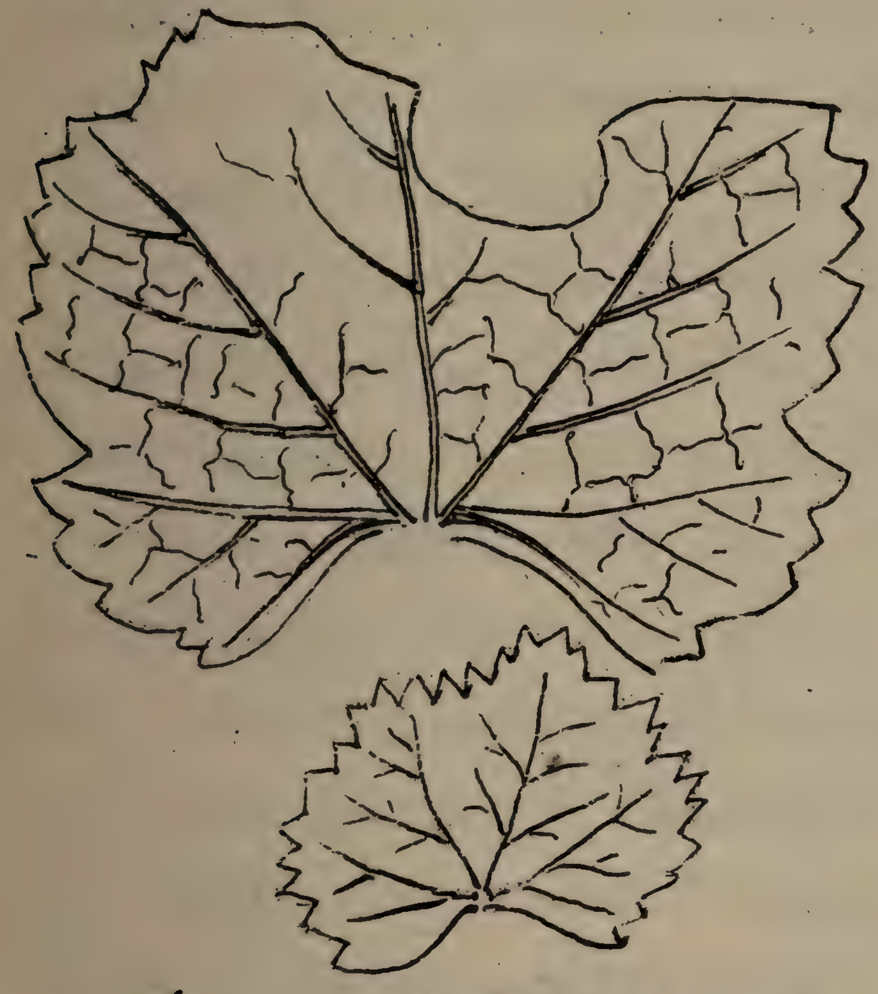


Fig. 54. – Vitis vinifera L.
Feuilles fossiles des tufs de Castelnau. d'après G. Planchon.

Notre pays s'était couvert de forêts dont la composition s'est modifiée dans une certaine mesure. Abies pectinata était en Alsace où il n'est plus; Fagus était très rare dans l'Est, où il abonde, mais beaucoup plus abondant vers le Midi à ce qu'il semble. Pinus sylvestris était en Champagne d'où il a disparu. Elephas primigenus et Rhinoceros trichorhinus habitaient ces forêts.

Deuxième période glaciaire. – Mais un refroidissement nouveau survient qui ramène dans les plaines les espèces établies dans les montagnes, refoule vers les plaines inférieures la végétation forestière et fait disparaître des environs de Paris et de la France moyenne, le Laurier, le Figuier et l'arbre de Judée. C'est la période de deuxième glaciation. Cette fois les glaciers ont été moins étendus et leur influence moins désastreuse pour la végétation. Le sud de la Suède était épargné et contourné par le glacier scandinave qui couvrait l'E. du Danemarck. On en suit la moraine

frontale dans le nord de l'Allemagne sur une longueur de 650 Kilom., du Schleswig à la province de Posen. Des montagnes de l'Europe centrale non plus les glaciers ne s'étendaient pas aussi loin dans les plaines. Le climat de la France, refroidi de nouveau, imposa à la flore de nouvelles migrations; les tufs et les tourbes de Lasnez, près de Nancy, révèlent un climat plus froid que celui des dépôts interglaciaires avec Salix cinerea, avec S. vagans Andersson et Pinus silvestris qui ne sont plus spontanés en Lorraine, plus froid aussi que le climat actuel; mais nous avons peu de renseignements sur la flore de la période de deuxième glaciation. A partir de ce moment, il n'est plus possible de distinguer, en France, de phases appréciables dans le développement des flores. On touche aux temps actuels.

Pendant que l'Europe occidentale se couvrait de forêts à la faveur du climat humide et chaud de la période interglaciaire, que devenait la flore des toundras que nous avons laissée dans l'étroite plaine de l'Europe centrale? Chassée par l'échauffement du climat, elle gagnait le terrain que perdait le glacier, peuplant le sol complètement libre, reprenait possession de la Scandinavie d'où elle était venue (voy. p. 181) et des régions arctiques, suivait vers les hautes vallées des Alpes et des Pyrénées les limites des glaciers et s'emparait des hauts sommets. La végétation des hauts massifs européens est donc, au moins en partie, arctico ou, par abréviation, arcto-alpine. Et voici que se trouve expliquée par un ensemble de faits paléobotaniques et géologiques une particularité phytogéographique que nous signalions au début de ces leçons, la présence du Betula nana sur les basses montagnes qui forment la bordure méridio-

nale de la grande plaine germanique. Il est, dans le Hartz, dans la chaine hercynienne et dans notre Jura, l'épave vivante des peuplements de végétaux arctiques qui ont couvert les toundras de l'Europe au nord des Alpes. Plusieurs autres épaves arctiques se trouvent sur le bord septentrional du massif hercynien et des Sudètes.

La deuxième glaciation a sûrement modifié la distribution de cette végétation alpine; mais elle a épargné une partie de nos montagnes où la flore a pu se maintenir en attendant les temps actuels. Telles qu'elles sont distribuées aujourd'hui, les espèces alpines semblent occuper dans nos massifs les plus élevés tout le terrain qu'elles y peuvent occuper. On trouve d'ailleurs en Souabe, en Bavière, dans le pays badois, en Alsace, sur les bas plateaux lorrains et jusque près de Paris quelques espèces qui paraissent survivre à la deuxième glaciation: Ranunculus aconitifolius, Vaccinium vitis-idaea, et Myrtillus, Sambucus racemosa, Eriophorum vaginatum, Arnica montana, Swertia perennis, Scheuchzera palustris, Andromeda polifolia. Le Bryum pallescens Schl., mousse que l'on trouve de la région forestière à la zône alpine supérieure, représente sans doute, près de Meaux, une autre épave de cette période.

On ne trouve pas seulement, au milieu de la flore de nos pays tempérés, des espèces survivantes éparses, qui en rompent l'uniformité; on y rencontre aussi des groupes d'espèces de même origine, isolés au milieu de populations différentes, de véritables colonies séparées des groupes auxquels elles se rattachent, par de grandes distances et des barrières insurmontables.

On rencontre au sommet de l'Aigoual (Cévennes), entre 1400 et 1560 m., et au milieu de l'association des forêts de Hêtres, trois espèces franchement alpines, Trifolium alpinum, Juncus trifidus et Leontodon pyrenaicus; les deux premières occupent même dans la végétation une place prépondérante. Les hautes Chaumes des Vosges en comptent un plus grand nombre. Chose remarquable, la composition spécifique de ces groupes d'espèces alpines qui semblent égarées sur nos basses montagnes, diffère beaucoup d'une montagne à une autre. Dans les Vosges, que les botanistes explorent avec grand soin depuis deux siècles, cette florule alpine paraît en voie de régression; plusieurs espèces y semblent près de disparaître, tant elles sont étroitement localisées sur le massif; telles sont: Androsace carnea, Sibbaldia procumbens, Rhodiola rosea, Carlina acaulis, Pyrola uniflora, Veratrum Lobelianum, Lycopodium alpinum. Quelques-unes même semblent avoir disparu depuis un siècle et demi (Bleicher, 1890).

La distance qui sépare l'Aigoual et les sommets des Vosges des hauts massifs couverts d'une végétation alpine et, encore bien plus, le climat des plaines intermédiaires ne permettent pas de penser que des espèces alpines ont été transportées, dans les conditions actuelles, et par accident, de ces massifs sur des montagnes secondaires et qu'elles s'y sont établies. On n'y peut voir que des colonies des espèces qui occupaient les plaines de l'Europe moyenne sous le régime du climat de la première glaciation. Le retrait des grands glaciers qui s'étendaient des Alpes jusque dans nos plaines, a permis à la végétation des toundras de reconquérir peu à peu son domaine boréal antérieur. Trouvant sur les versants de nos montagnes

un climat favorable, elle les a gravis à mesure que la fusion des glaciers lui laissait le champ libre. Quelques espèces ont, par hasard, rencontré dans leur migration des massifs moins hauts, en ont atteint le sommet, trop bas pour elles; ne pouvant s'élever plus haut, elles y demeurent, luttant mal avec la végétation sylvatique mieux adaptée qu'elles au climat de ces basses montagnes.

Que se passait-il à l'E. des Alpes et dans l'Europe centrale pendant le réchauffement interglaciaire? La faune y a laissé plus de fossiles que la flore; c'est une faune de steppe dont l'existence n'est compatible qu'avec une végétation de prairies; mais nous avons de la flore mieux que des restes fossiles; elle survit. On ne peut douter, en effet, qu'une flore venue de l'Orient européen, de la région pontique, n'ait envahi les plaines de l'Europe centrale; on l'y trouve abondamment représentée dans la plaine du Danube, dans les Carpathes et les Balkans; elle a laissé des colonies nombreuses dans l'Allemagne du Nord; l'une d'elle étonne les botanistes, en plein Brandebourg, au milieu de la végétation monotone et triviale de la basse Silésie (Loew, 1878). On connait de ces colonies jusqu'aux environs de Mayence (Diels, 1896). La végétation des steppes occupait, sans doute au nord des Alpes, des stations sèches comme sont aujourd'hui les savarts de Champagne et les plateaux calcaires des Causses. Cette flore arrivait jusqu'au bassin occidental de la Méditerranée par les Balkans; elle n'avait pas de peine à y trouver des stations favorables. On connait depuis longtemps l'origine pontique d'un certain nombre de genres de notre flore; les Astragalus de la section Calycophysa (A. aristatus, nevadensis,

narbonensis, alopecuroides), les Oxytropis, Rhododendron, Saxifraga, Stipa, les Trifolium alpinum, Hedysarum obscurum, Staphylea pinnata, Hippophae rhamnoides, Eleagnus angustifolia nous viennent de l'Orient. Signalons en particulier ce Rhododendron ponticum qui saute du Caucase à l'Algarve, en Portugal, sans qu'on l'ait jamais découvert dans les montagnes intermédiaires de l'Europe méridionale; mais on le connaît à l'état fossile, dans les dépôts interglaciaires des Alpes méridionales; il en a donc été définitivement éliminé par la deuxième glaciation.

Nous venons de nommer des espèces et des genres alpins auxquels nous attribuons une origine orientale. Le peuplement des hauts massifs de l'Europe n'est donc pas exclusivement d'origine arctique. C'est avec raison que John Ball (1896) fait remarquer la forte proportion d'espèces que les Alpes possèdent en commun avec les massifs de l'Asie centrale et septentrionale. La flore alpine d'Europe se compose d'éléments d'origine diverse, tous réfugiés, mais venus les uns des régions arctiques, d'autres de l'Orient, d'autres même de la région méditerranéenne. Il est facile de suivre aujourd'hui, du Caucase à l'Espagne, la diminution progressive des éléments orientaux dans la végétation alpine. Les espèces alpines de Saxifraga, Adenostyles et Homogyne, Artemisia, Centaurea, Phyteuma, Campanula, Rhododendron, Swertia, Gentiana, Pedicularis, Androsace, Primula, Soldanella, répandues dans les Alpes et les Pyrénées, paraissent avoir cette origine.

En ce qui concerne l'origine méditerranéenne, il faut penser que lors du réchauffement interglaciaire, un certain nombre de plantes méditerranéennes en s'élevant

dans nos Alpes y ont fait souche d'espèces nouvelles, montagnardes ou alpines, dont les affinités spécifiques établissent l'origine ; c'est le cas pour des Iberis, Biscutella, Aethionema, Ligusticum, Anthemis, Rhaponticum, Cerinthe, Erinus, Sideritis, Colchicum et Crocus, pour le Linaria alpina, l'une des splendeurs de notre flore alpine. Ces plantes méditerranéo-alpines sont bien plus nombreuses encore dans les Pyrénées et souvent mieux caractérisées, à la fois comme méditerranéennes par leur origine et comme alpines par leurs adaptations. C'est le cas, par exemple, pour les Erodium macradenum et Manescavi, Reseda glauca et Passerina nivalis. Indépendamment de ces peuplements d'espèces alpines d'origine méditerranéenne, on rencontre aussi jusque dans les Alpes de Suisse de véritables colonies d'espèces méditerranéennes, vivant à plus de cent kilomètres de leur domaine dont elles sont séparées par des obstacles infranchissables. Ce sont les survivants de la végétation méridionale qui a pénétré dans les Alpes occidentales et méridionales pendant la période interglaciaire. La colonisation interglaciaire des Alpes occidentales est tout entière méditerranéenne et s'est faite par le Rhône (Briquet, 1900). Les espèces xérophiles, qu'elles vinssent des steppes orientale ou des bords de la Méditerranée, étaient tout spécialement préparées pour donner naissance à des espèces xérophiles alpines.

Nous n'insisterons pas sur les phénomènes pleistocènes en dehors de l'Europe. Il importe cependant de retenir que l'Amérique boréale a passé, depuis la fin de l'ère tertiaire, par des phases analogues à celles qui ont intéressé l'Europe ; ce ne sont donc pas là des accidents régionaux ; ils se sont probablement manifestés de la même ma-

nière sur tout l'hémisphère boréal; mais tandis qu'en Europe la Méditerranée a empêché l'émigration de la végétation tertiaire vers le Sud, cette végétation a pu émigrer à travers les grandes plaines américaines, gagner le Sud et revenir vers le Nord suivant que le climat lui a été favorable ou non. De plus, l'existence de chaînes montagneuses avec une orientation générale nord-sud a dû faciliter ces migrations. C'est à ces circonstances géographiques que l'Amérique du Nord doit, ce semble, d'avoir conservé au moins une bonne partie de ses espèces tertiaires. C'est à des faits de même ordre que la Chine méridionale paraît devoir sa richesse exceptionnelle; ce sont là sans doute des régions où les flores tertiaires ont trouvé un refuge plus assuré, une protection plus complète qu'ailleurs. Ce qui se passe dans l'Elbourz et la Colchide, au sud des Balkans, et, dans une faible mesure au sud des Alpes, confirme cette hypothèse.

Chapitre VII.

Résultats généraux et conclusions.

__Sommaire__. – Origine plus ou moins ancienne de beaucoup d'espèces végétales actuelles établie par la paléobotanique. Notre ignorance relativement à la phylogénie des groupes actuels. Succession des flores et survivances. Les migrations des flores dépendent de changements géographiques et climatiques ; indications fournies par les espèces endémiques dérivées ; les Alpes et les Pyrénées. Origine diverse des éléments de la flore de France.

Les conditions physiques sous le régime desquelles se trouve la Terre depuis des milliers d'années ne permettent pas d'expliquer la distribution actuelle d'une foule de végétaux. La connaissance de plus en plus approfondie des flores et chaque jour plus parfaite des rapports de la végétation avec le milieu, ont donné raison aux affirmations d'A. de Candolle sur ce point.

La végétation actuelle ne représente qu'un moment de l'histoire de la vie végétale à la surface de la Terre ; la paléobotanique nous montre que la végétation a subi de profonds changements depuis le moment où nous la voyons apparaître.

La paléobotanique ne nous éclaire pas, comme on l'a espéré, sur la phylogénie des groupes qui vivent de nos jours à la surface de la Terre ; elle ne nous apprend rien

sur la filiation des végétaux inférieurs. La plupart des groupes de Thallophytes, si anciennement qu'ils soient connus, sont identiques à ce qu'ils sont de nos jours. Les formes fossiles ne nous éclairent pas davantage sur les origines lointaines de n'importe quel groupe de végétaux; lorsque nous les voyons apparaître, ils se montrent à nous avec les caractères qui en distinguent les représentants actuels. Les groupes disparus que nous connaissons ne semblent pas davantage pouvoir être considérés comme ayant été l'origine de ceux qui leur ont survécu. Ils nous apparaissent comme des groupes parallèles, de même valeur au point de vue de la filiation. Une foule d'espèces ont disparu. Des groupes naturels qui occupaient jadis une place prépondérante n'ont plus aucun représentant vivant (Lépido-dendracées, Cordaitées, Cycadofilicinées, etc.). Nous nous trouvons à l'égard de la phylogénie des végétaux dans la situation d'un homme qui, du sommet d'une tour élevée, voudrait se rendre compte de la ramification d'un arbre chargé de feuilles qui serait planté à sa base. Nous ne voyons que les dernières ramifications, que les feuilles de l'arbre destinées à disparaître et à se renouveler, sans pouvoir discerner le tronc et les branches qui les portent. Nous n'en avons pas moins l'impression d'une évolution générale, manifestée surtout par la succession dans le temps, des Ptéridophytes, des Gymnospermes et des Angiospermes, sans pouvoir en donner aucune preuve.

Les Ptéridophytes actuels sont des survivants des temps paléozoïques en voie de dépérissement. La plupart des types paléozoïques, et beaucoup de types mésozoïques de cet embranchement, ont disparu. Il s'est perpétué plus qu'

-ailleurs dans les régions équatoriales et tropicales du monde entier.

Les Gymnospermes actuels sont des survivants de l'époque mésozoïque; les groupes plus anciens sont éteints. Les Cycadacées, très réduites en nombre, sont réfugiées entre les tropiques. Chaque groupe de Conifères doit être considéré à part; les uns (Araucariacées, Taxodiacées) sont en voie de dépérissement et ne sont représentés que par des genres survivants. Les Abiétacées sont peut-être encore en progression. On ne peut rien affirmer quant aux Taxacées et aux Cupressacées. Les Conifères qui couvrent l'hémisphère boréal sont des descendants des Conifères qui vivaient autour du pôle pendant la période mésozoïque; mais beaucoup de genres sont plus étroitement localisés qu'ils ne l'ont été autrefois.

Les Angiospermes, apparus les derniers, ont bientôt conquis la première place. On ne sait si les Monocotylédones sont antérieurs aux Dicotylédones ou réciproquement. On ne connaît les formes ancestrales d'aucun groupe secondaire. Les différents ordres sont représentés dès leur apparition par des formes qui rentrent simplement dans les groupes actuels et se rangent à côté des espèces vivantes. Il ne peut être question de formes ancestrales que pour des espèces ou des séries d'espèces relativement récentes et remontant tout au plus à la période oligocène. Encore est-il impossible de marquer les différentes étapes parcourues par nos espèces actuelles et celles dont on peut supposer qu'elles sont issues; on ne peut faire sur ce sujet que des hypothèses plus ou moins vraisemblables.

Une partie au moins des éléments actuels a une origine ancienne et représente des survivants des végétations an-

ciennes. Beaucoup de Ptéridophytes et, en particulier, les Marattiacées, les Cycadacées, les Palmiers et beaucoup d'autres végétaux tertiaires n'ont pas trouvé ailleurs des conditions auxquelles ils aient pu s'adapter. Ils constituent entre les tropiques une flore réfugiée paléotropicale.

Les espèces actuelles datent pour la plupart d'époques antérieures à la configuration actuelle des continents. Beaucoup d'entre elles paraissent avoir été répandues sur d'immenses territoires et leur aire paraît avoir été coupée par des obstacles qui en empêchent aujourd'hui l'extension. On ne peut expliquer autrement la répartition d'un grand nombre de végétaux répandus à la fois sur des continents et des îles séparés par des Océans, celle des plantes répandues à la fois sur toutes les terres arctiques et sur les hauts massifs montagneux de l'Eurasie, séparés par de vastes mers ou par des plaines étendues où ces plantes ne sauraient vivre actuellement.

Toute flore se compose donc de plusieurs flores d'âge différent, les unes en voie d'extinction, les autres à l'état stationnaire ou, nous pouvons le penser, en voie d'expansion progressive.

Une végétation n'a pas succombé brusquement pour être remplacée en entier par une végétation différente; elles se sont succédé en s'éteignant peu à peu sur place ou en se déplaçant lentement, laissant derrière elles des survivants qui prennent le caractère d'espèces endémiques (par survivance) ou d'espèces réfugiées. Les Taxodium et Sequoia sont de remarquables exemples de genres réfugiés; nous en avons reconnu un grand nombre parmi les Gymnospermes et les Ptéridophytes; on en connaît beaucoup plus encore parmi les Angiospermes. Les espèces ou genres survivants sont, en général, d'autant plus

nombreux qu'ils datent d'une époque moins ancienne. De l'époque paléozoïque aux temps pléistocènes on voit s'accroître rapidement le nombre des survivants susceptibles d'être attribués à chaque période.

Les déplacements lents que subissent les végétaux sont déterminés par des changements de climat qui ne leur permettent plus de vivre dans les régions qu'ils occupaient; les transformations de la flore boréale depuis les débuts de l'époque tertiaire jusqu'à nos jours en fournissent un excellent témoignage.

La distribution actuelle des végétaux nous renseigne sur un certain nombre de modifications géographiques et confirme à leur sujet les données de la Géologie. Nous limitant à ce qui intéresse l'Europe occidentale et la France, il est certain qu'à une époque rapprochée de la nôtre, postérieure en tout cas à la période miocène, probablement antérieure à la première glaciation pléistocène, l'Europe et l'Amérique boréale formaient un même continent dont le Groenland, l'Islande et le Spitzberg sont les débris (Nathorst, 1891). L'étude comparative de la faune et de la flore actuelles de l'Europe et de l'Amérique conduit aux mêmes conclusions (É. Blanchard, 1891). D'autre part, il existe entre la flore actuelle de l'Europe et celle de l'Asie boréales des ressemblances assez étroites pour qu'il soit légitime de réunir sous le nom d'Eurasie l'ensemble de ces deux territoires. Il y a lieu d'admettre aussi l'existence d'un continent paléarctique émergé, au moins en partie, depuis la fin de l'époque dévonienne jusqu'à la fin de l'époque tertiaire et dont il ne nous reste que des témoins: mais ces témoins ont pour nous une importance capitale

car ils nous ont révélé les migrations des flores néozoïques depuis l'époque crétacée.

Les flores angiospermes actuelles de l'hémisphère boréal paraissent avoir eu dans le continent paléarctique leur berceau commun; les modifications du climat les ont lentement éloignées du pôle; une partie en a été détruite ou refoulée vers la zone des climats tropicaux. Le reste a subi les oscillations des climats boréaux avec leurs diversités résultant des conditions géographiques et s'est différencié progressivement pour arriver à l'état actuel.

La formation d'espèces endémiques dérivées permet de déterminer avec une certaine approximation la période à laquelle deux terres ont été séparées l'une de l'autre. L'absence de toute espèce endémique dérivée dans la Grande-Bretagne indique sûrement qu'elle est demeurée unie à notre continent jusqu'à une date géologiquement très récente. La jeunesse des Alpes nous est confirmée par le petit nombre relatif d'espèces endémiques dérivées, assez isolées pour n'avoir pas d'affinités immédiates avec d'autres espèces actuelles; la plupart peuvent être étroitement rattachées à des espèces très répandues. Les plus anciennes, parfois disjointes dans le massif, comme Pedicularis acaulis, remontent sans doute au début du peuplement des Alpes.

L'ancienneté des Pyrénées relativement aux Alpes est établie par le plus grand nombre d'endémiques et par leur différenciation plus grande relativement aux espèces dont elles dérivent; il peut y être question de genres endémiques dérivés comme Xatardia Meisner et Endressia Gay.

Les éléments d'une flore ne sont pas seulement d'âge différent; ils ont aussi une origine géographique diverse.

C'est la conséquence à la fois de la diversité de leur âge et des modifications de climat qui leur font subir des déplacements. C'est ainsi qu'en nous limitant aux Phanérogames (pour ne considérer que les flores néozoïques et des origines relativement récentes), on reconnaît dans la flore de France.

1°. Des <u>éléments d'origine tertiaire</u> ou plus lointaine, les plus anciennement établis dans le pays, formant la population végétale qu'on peut considérer comme autochtone, à la condition de ne pas prétendre remonter plus loin dans un passé qui ne nous apprendrait rien. Les arbres à feuilles caduques de l'ordre des Amentinées qui composent presque toutes nos forêts fournissent les meilleurs exemples de ces <u>éléments floristiques de l'Europe occidentale tempérée</u>; on en a distingué des <u>éléments atlantiques</u> qui s'étendent plus ou moins le long des rivages et s'avancent peu vers l'intérieur.

2°. Des <u>éléments méditerranéens</u> qui occupent tout le domaine méditerranéen français où ils tiennent la première place; mais ils s'étendent en dehors de ce domaine vers l'Aquitaine, le long de la vallée du Rhône jusqu'en Suisse; ils ont envoyé bien loin jusqu'au-delà de la Loire, jusqu'au Rhin et à la Moselle des colonies ou des représentants isolés, à la faveur du réchauffement interglaciaire. Des éléments méditerranéens qui ont gagné les hauts massifs montagneux y ont fait souche d'espèces alpines qu'on peut nommer <u>méditerranéo-alpines</u>.

3°. Des <u>éléments arctiques</u> qui sont généralement devenus <u>arcto-alpins</u> (voy. p. 186); nous les devons à la période glaciaire.

4°. Des <u>éléments orientaux</u> qui nous sont venus des régions tempérées sèches de l'Europe orientale (éléments

pontiques, voy. p. 189) pendant la période interglaciaire. Une partie de ces éléments a une origine plus lointaine. A. Franchet a établi que l'Asie centrale et en particulier la Chine occidentale montagneuse est le principal foyer d'expansion d'un certain nombre de genres que l'on a considérés comme caractéristiques de la flore alpine européenne, de quelques autres qui ont des représentants dans nos plaines. Tels sont les <u>Delphinium</u> vivaces (<u>Delphinastrum</u>), <u>Saxifraga</u>, <u>Ligularia</u>, <u>Saussurea</u>, <u>Primula</u>, <u>Rhododendron</u>, <u>Pedicularis</u>, <u>Gentiana</u>, <u>Isopyrum</u>, <u>Parnassia</u>, <u>Adonis</u>, <u>Epimedium</u>, <u>Coptis</u>, <u>Berberis</u>, <u>Pleurospermum</u>, <u>Aster</u>, <u>Gnaphalium</u>, <u>Swertia</u>, <u>Tofieldia</u>, <u>Cypripedium</u>.

Il faut donc distinguer des éléments pontiques d'autres éléments venus de plus loin dans la même direction; ils se sont répandus de l'Est à l'Ouest, sous les latitudes tempérées; le nombre et la variété des espèces diminuent à mesure que l'on s'éloigne du point de départ, de sorte qu'à l'extrémité on n'en trouve plus qu'une ou un petit nombre. Ces éléments asiatiques ou himalayens diffèrent le plus souvent des éléments de notre flore qui ont une origine géographiquement plus prochaine. Les <u>Delphinium</u> vivaces de nos montagnes, les <u>Adonis vernalis</u>, <u>Ligularia sibirica</u>, <u>Saussurea alpina</u>, <u>Parnassia palustris</u>, <u>Epimedium alpinum</u>, <u>Leontopodium alpinum</u>, <u>Swertia perennis</u>, <u>Cypripedium Calceolus</u> marquent, en France, les derniers jalons de genres abondamment répandus et richement développés dans l'extrême-Orient et surtout dans les massifs montagneux de la Chine occidentale. Il y a donc lieu de distinguer parmi les

espèces qui nous sont venues de l'Orient, des éléments pontiques et des elements sino-himalayens. Peut-être sont-ils là-bas des réfugiés de l'époque tertiaire !

Adaptés à nos hautes montagnes, ils ont pu devenir pontico-alpins et himalayo-alpins.

Telles sont les origines principales de la flore au milieu de laquelle nous vivons ; elles sont étroitement liées aux climats qui s'y sont succédés et qui ont été eux-mêmes la conséquence de faits géologiques.

Nous avons essayé de préciser, autant qu'on le peut aujourd'hui, ce qui revient au passé géologique dans la végétation qui nous entoure ; nous éviterons ainsi quelques causes d'erreur dans la recherche des rapports multiples de la végétation actuelle avec le milieu physique actuel.

Index alphabétique.

Les chiffres renvoient aux pages.

Abies 24, 126, 130, 172, 185.
Abiétacées 126.
Abietites 140.
Acacioxylon 21.
Acanthus 177.
Acer 141, 145, 167, 169, 171, 173, 184.
Acerates 146.
Acetabularia 44.
Acicularia 44.
Acorus 177.
Actaea 177.
Actinostrobus 124.
Acycliques 144, 157.
Adenostyles 190.
Adiantum 69.
Adonis 6, 200.
Adoxa Moschatellina 10, 177.
Æsculus 175.
Æthionema 191.
Agathis 118.
Albertia 120.
Alethopteris 74.
Algues 33.
Alismacites 21, 139.
Allium 10
Alnus 26, 148, 149, 169, 171, 172, 182.
Alsophila 67, 70.
Alyssum 10.
Amelanchier 26.
Amentinées 24, 144, 146.
Amphitetras 38.
Anacardites 145.
Anagyris fœtida 9, 175.
Andromeda 145, 187.
Androsace 188, 190.
Androstrobus 21, 106.
Aneimia 70.
Angiopteris 63.
Angiospermes 135.
Annularia 79, 164.
Anonacées 144.
Anthemis 191.
Anthoceros 55.
Aphyllanthes monspeliensis 9, 177, 178.
Aracées 143.
Aralia 141, 145, 173.
Araliacées 24.
Araliophyllum 145.
Araucaria 118, 120, 130, 166.
Araucariacées 118.
Araucarites 98.
Araucarioxylon 21, 96, 120.

Arceuthobium oxycedri 175.
Archagarigus 52.
Archaeolithothamnion 46.
Archaeopteris 64.
Arctostaphylos 182.
Aristolochia 144.
Aristolochiacées 144.
Arnica 187.
Artemisia 190.
Arthrodendron 78, 79.
Arthropitys 35, 79, 79.
Arthroporella 44.
Arthrotaxopsis 121.
Artisia 22, 98, 102.
Artocarpus 141, 144, 167.
Arum 177.
Arundo 25, 142.
Asarum 177.
Asclépiadacées 146.
Ascomycètes 52.
Aspidium 69, 166.
Asplenium 166.
Aster 200.
Asterocalamites 79.
Asterochlaena 70.
Asterophyllites 79.
Asterotheca 61, 64.
Astragalus 189.
Atriplex Halimus 29.
Azolla 72, 73
Azollophyllum 73.

Bacillus 34, 35.
Bactériacées 34.
Bactryllium 39.
Baiera 113.
Balantium 67.
Bambusa 142, 170.
Barclaya 159.
Basidiomycètes 51.
Bauhinia 145.
Beania 106, 107.
Bennétitées 108
Bennetites 108
Berardia subacaulis 10.
Berberis 10, 175, 200.
Betula 9, 141, 144, 148, 171, 181, 182, 184, 186.
Bétulacées 148.
Bilobites 20.
Biota 124.
Biscutella 191.
Blechnum 66, 69.
Borderea pyrenaica 9, 177, 178.
Bornetella 44.
Borraginacées 146.
Botrychium 65.
Botryoptéridées 71.
Botryopteris 71, 72.
Boueina 42.
Bowenia 104.

Brachypodium 25.
Brachyphyllum 121.
Brasenia 144, 158, 159, 160.
Braseniopsis 144.
Broussonetia 23.
Bryophytes 54.
Bryum 187.
Bucklandia 105.
Butomites 142.
Butomus 142.
Buxus 171, 175, 184.

Cabomba 159.
Cacalia 8.
Calamariées 77.
Calamites 14, 78, 79.
Calamodendron 78, 79.
Calamophyllites 79.
Calamopitys 74, 78.
Calamostachys 21, 79, 80.
Calcinema 48.
Calla 177.
Callipteris 74.
Callitris 123, 169.
Calluna 27.
Calocedrus 123.
Calycophysa 189.
Calymnatotheca 64.
Cancellophycus 20.
Campanula 27, 190.
Capparis 175.
Caprifoliacées 25.
Cardiopteris 63.
Carduus 10.
Carex 16.
Carlina 188.
Carpinus 150.
Carya 154, 155, 156, 173.
Cassia 145, 170.
Castanea 144, 151, 152, 169.
Castanopsis 151, 152, 154.
Caulerpa 43.
Caulerpacées 43.
Caulinites 143.
Caulopteris 21, 65.
Cedroxylon 128.
Cedrus 126, 130, 140.
Celastrophyllum 21, 145.
Celastrus 170, 172.
Celtis 169, 173, 175.
Cenangium 50.
Centaurea 8, 10, 190.
Cephalotaxopsis 21, 118.
Cephalotaxus 117, 130.
Ceratonia 9, 175.
Ceratophyllum 75.
Ceratopteris 67.
Ceratozamia 104.
Cercis Siliquastrum 9, 169, 173, 175, 184.
Cerinthe 191.

Chamaecyparis 123, 130, 169, 173.
Chamaerops 143, 170, 172, 185.
Champignons 48.
Changarniera 132.
Chara 58.
Characées 56.
Cheirolepis 121.
Chenopodina maritima 29.
Chlamydobalanus 153.
Chlorophycées 36.
Chiropteris 73.
Chondrites 21, 47.
Chrysosplenium 177.
Chytridiacées 49.
Cineraria 8.
Cinnamomum 13, 141, 144, 167
Cirsium 8
Cissites 145.
Cladophora 41.
Cladothrix 35.
Cladoxylon 74.
Clathropteris 69.
Clematis 26.
Cneorum 179.
Cocoïnées 141.
Codiacées 42.
Codium 42.
Colchicum 191.
Columnifères 24, 145.
Composées 146.
Comptonia 157.
Confervoidées 41.
Conjuguées 37.
Conifères 114.
Coptis 177, 200.
Corallinées 13; 22, 46.
Coralliodendron 43.
Cordaianthus 21, 22, 99.
Cordaicarpus 21, 22.
Cordaicladus 21, 22, 99
Cordaispermum 102.
Cordaitées 96, 194
Cordaites 22, 96
Cordaixylon 21, 22, 98, 128.
Coriaria myrtifolia 9, 175.
Coris monspeliensis 179.
Cornacées 24.
Cornus 145, 167, 171, 173, 184.
Corylacées 150.
Corylus 150, 151, 184.
Coscinodiscus 38.
Crataegus 144, 169, 171.
Credneria 145.
Crocus 191.
Crossotheca 64.
Crucifères 25, 177.
Cryptomeria 121.
Cryptomonadacées 36.
Cunninghamia 119, 120.
Cunninghamites 120.

Cupressacées 123.
Cupressinoxylon 128.
Cupressus 24, 123.
Cyanophycées 34.
Cyathea 66, 67.
Cycadacées 103.
Cycadeospermum 21, 107.
Cycadinées 103.
Cycadinocarpus 21, 107.
Cycadites 104.
Cycadocarpidium 21.
Cycadofilicinées 73, 194.
Cycadoidea 108.
Cycadospadix 21, 106, 107
Cycadoxylon 106.
Cycas 102, 141, 167.
Cyclobalanus 153.
Cyclopteris 74.
Cyclotheca 64.
Cymopolia 44.
Cynomorium 179.
Cyparissidium 120, 140.
Cypéracées 142.
Cypripedium 200.
Cystopteris 66.
Cystoseira 45.
Cytinus 177.
Czekanovskia 113.

Dacrydium 117.
Dactylotheca 64
Dadoxylon 128.
Dalbergia 145.
Dammara 118.
Danaea 63, 64, 166.
Danaeites 64.
Danaeopsis 21, 64.
Daphne 174.
Dasycladacées 42, 43.
Davallia 69.
Delesserites 47.
Delphinium 200.
Depazea 52.
Desmidiacées 39.
Dethavia tenuifolia 10.
Dialypétales 160.
Diatomées 12, 22, 37.
Dicksonia 67, 70, 165.
Dicotylédones 143.
Dicranophyllum 113.
Dicranum 56.
Dictyophyllum 69.
Dictyopteris 63, 64.
Dictyozamites 105.
Digitalis purpurea 27.
Dioon 104.
Dioonites 105.
Dioscorea 9, 143, 178.
Diospyros 146, 172, 175.
Diplopora 44.

Diploporella 44.
Diplotaxis humilis 6.
Diplotesta 102.
Discopteris 64.
Dolerophyllum 129.
Doleropteris 129.
Doliostrobus 120.
Dorycordaites 99.
Dothidea 53.
Dracaena 143.
Dracaenites 21, 23.
Dryas 181.
Dryophyllum 144, 154.

Ébéninées 24, 146.
Elyna 182.
Encephalartos 104.
Endressia pyrenaica 10, 198.
Engelhardtia 154, 155, 156.
Entomolepis 127.
Ephedra 131.
Ephedrites 132.
Epimedium 200.
Epithemia 38.
Équisétacées 76.
Équisétinées 76, 165.
Equisetites 21, 76.
Equisetum 25, 76.
Erica 27.
Éricinées 24, 146.
Erinus 191.
Eriophorum 16, 182, 187.
Erodium 10, 191.
Eryngium 10, 26.
Espera 43.
Eucalyptus 23, 145, 167.
Eucordaites 99.
Euphorbia chamaebuxus 10.
Euryale 158, 159.
Evonymus 175.
Excipulites Neesi 52.

Fagacées 151.
Fagus 141, 144, 151, 152, 169, 171, 184, 185.
Faya 157.
Feildenia 102.
Ficus 9, 23, 144, 175, 184.
Filicinées 62.
Fissidens 56.
Fitzroya 124.
Floridées 45.
Fontinalis 56.
Foreliella 47.
Fragilaria 38
Frangulinées 24, 145.
Fraxinus 23, 146, 169, 171, 173, 175, 184.
Frenella 124.
Frenelopsis 125.
Fritillaria delphinensis 10.
Frullania 55.

Fucacées 45.

Gale 157.
Gallionella 38.
Gamopétales 160.
Gangamopteris 163.
Geinitzia 122.
Genista 11.
Gentiana 190, 200.
Geraniacées 25.
Gesnériacées 179.
Ginkgo 112, 169.
Ginkgodium 114.
Ginkgophyllum 21, 113.
Giovanella 42.
Gleichenia 66, 68, 140, 165.
Glossopteris 63, 163.
Glossozamites 105
Glumacées 142.
Glyptostrobus 121, 130, 166, 168, 170.
Gnaphalium 200.
Gnétacées 130.
Gnetopsis 132.
Gnetum 131.
Gomontia 47.
Gomphostrobus 119.
Gongrosira 47.
Graminées 25.
Grewia 170
Grilletia 50.
Gymnospermes 95.
Gyrolites 20.
Gyroporella 44.

Haberlea 177, 179.
Halimeda 42.
Halonia 86.
Hamamelis 145.
Hedera 23, 141, 145, 167, 171.
Hedysarum 190.
Helminthostachys 65.
Hépatiques 55.
Heterangium 74.
Himanthalia 45.
Homogyne 190.
Hydnum 51.
Hydrodictyon 40.
Hydroptéridées 72.
Hydrurées 36.
Hyella 47.
Hymenaea 145.
Hymenophyllites 68.
Hymenophyllum 67, 68.
Hymenosthomum 56.
Hypheothrix 47.
Hysterium 53.

Iberis 191
Iberis aurosica 10.
Iberis Candolleana 10.

Ilex 141, 145, 169, 171, 172, 173, 175.
Ilex aquifolium 10.
Ilex minuta 13.
Inga 145.
Isoétacées 84.
Isoetes 84.
Isoetopsis 21.
Isopyrum 177, 200.

Jasminum 175.
Jasminum fruticans 9.
Juglandacées 154.
Juglans 141, 144, 154, 155, 169, 171, 173, 175, 184.
Juncus 188.
Jungermannia 55.
Juniperus 23, 123, 169, 172.

Kaulfussia 63.
Kentia 143.
Kidstonia 70.
Klukia 70.
Knorria 86.

Labiées 146.
Laccopteris 69.
Lagynophora 59.
Lamprothamnus 58.
Larix 126, 129, 130, 171, 182.
Lastrea 69.
Latania 143.
Lauracées 24, 144.
Laurus 144, 169, 170, 171, 172, 175.
Laurus Colleti 139; 140.
Laurus nobilis 9, 184.
Légumineuses 24, 144.
Lejeunea 55.
Lenzites 51.
Leontodon 188.
Leontopodium 200.
Lepidanthium 106.
Lepidobalanus 153.
Lepidocarpon 85.
Lépidodendracées 85, 194.
Lepidodendron 14, 85.
Lepidophloios 86.
Lepidostrobus 86.
Leptoteris 67.
Leptothrix 47.
Libocedrus 123, 168.
Lichens 53.
Ligularia 200.
Ligularia sibirica 8.
Ligustrinées 24.
Ligustrum 175, 184, 191.
Liliiflores 25, 143.
Linaria 191.
Linopteris 64.
Liquidambar 145, 167, 170, 172, 173.
Liriodendron 144, 167, 170, 172, 173.
Lithocarpus 153.

Lithophyllum 46.
Lithophytum 48.
Lithothamnion 46.
Lithothamnistrum 46.
Loganiacées 25.
Loiseularia 182.
Lomatophloios 86.
Lomatopteris 63.
Lonchopteris 63.
Lonicera 174.
Lophocolea 55.
Lycnothamnus 58.
Lycopo-diacées 82.
Lycopodinées 82.
Lycopodites 83, 84.
Lycopodium 82, 188.
Lyginopteris 74.
Lygodium 70.
Lythracées 25.

Macrostachya 81.
Macrozamia 104.
Miadesmia 84.
Madotheca 55
Magnolia 144, 173.
Magnoliacées 24, 144, 157.
Marattia 63, 64.
Marattiacées 63.
Marattinées 63.
Marchantia 55
Marchantiacées 55.
Marsilea 72, 73.
Marsilidium 73.
Mastigocoleus 47.
Matonia 66.
Matonia pectinata 69.
Matoniacées 69.
Matonidium 69.
Medullosa 74.
Melobesia 46.
Ménispermacées 144.
Menyanthes 182.
Miadesmia 84.
Microcachrys 117.
Micrococcus 35.
Microcycas 104.
Milium 25.
Monocotylédones 143.
Mousses 55.
Mucor 50.
Mucoracées 49.
Muscinées 54.
Muscites polytrichaceus 56.
Myeloxylon 74.
Myrica 144, 156, 167, 173, 175.
Myricacées 156.
Myrtacées 145.
Myrtiflores 24.
Myrtus communis 9, 175.
Myxomycètes 49.

Myxophycées 34.

Nageiopsis 21, 118.
Naiadacées 143.
Navicula 38.
Nelumbium 144, 158
Nelumbo 158, 160.
Neomeris 44.
Nerium 141, 146, 171, 175.
Nerium Oleander 9.
Nevropteris 63, 74.
Nillsonia 105.
Nitella 58.
Nitophyllum 47.
Noeggerathia 74, 105
Noeggerathiopsis 102, 163.
Nostoc commune 35.
Nostoc protogaeum 36
Nostocacées 36, 48.
Nothofagus 151.
Nuphar 159, 160.
Nymphaea 158, 159, 160, 177.
Nymphaea alba 26.
Nymphéacées 144, 157.
Nyssa 145.

Odontopteris 74
Oldhamia 20, 44.
Olea 169, 175.
Oléacées 24.
Oléinées 146.
Oligocarpia 68.
Ombellifères 25.
Ombelliflores 24, 145.
Onychium 69.
Oochytrium lepidodendri 49, 50.
Ophioglossacées 65.
Ophioglossites 65.
Ophioglossum 65.
Orchidées 25.
Osmunda 66, 67, 69, 165, 166.
Osmundacées 69.
Osmundites 70.
Ostracoblabe 48.
Ostreobium 47.
Ostrya 150, 169, 175.
Ostrya carpinifolia 9, 150.
Ostryopsis 150
Osyris 175.
Otozamites 105.
Ovulites 43.
Oxytropis 190.

Pachyphyllum 109.
Pachytheca 41.
Pagiophyllum 120.
Palaeachlya 48.
Palaeocyparis 125.
Palaeohepatica 55.
Palaeomyces 50.

Palaeopede 48.
Palaeoporella 44.
Palaeostachya 79, 80.
Paliurus 145, 175.
Palmiers 143.
Palmoxylon 21.
Pandanus 143.
Papavéracées 25.
Parka 73.
Parkeria 66.
Parkerioidea stephanensis 61, 68.
Parnassia 200.
Parrottia 175, 145, 172.
Pasania 151, 153.
Passerina 191.
Passerina calycina 10.
Pecopteris 64.
Pecopteris heterosporites 61.
Pediastrum 40.
Pedicularis 190, 198, 200.
Penicillus 43.
Péridiniens 36.
Péronosporacées 50.
Péronosporites 50.
Persea 144, 167, 170, 173.
Phacidium 52.
Phaenicites 21.
Phaenicopsis 114.
Phaeophycées 44.
Phanérogames 93.
Phascum 56.
Phillyrea 171, 175.
Phœnix 143.
Phormidium 47.
Phragmites 142.
Phycomycètes 49.
Phycopsis 21.
Phyllocladus 117.
Phylloglossum 82.
Phyllostrobus 125.
Phyllotheca 80.
Phyteuma 190.
Picea 126, 129, 130, 182.
Pila bibractensis 40, 41.
Pilularia 72, 73.
Pinites 21, 98.
Pinnularia 38.
Pinus 23, 126, 129, 130, 140, 174, 185, 186.
Pinus Cembra 11.
Pinus halepensis 11, 171.
Pinus Pinaster 11.
Pinus Pinea 11.
Pinus montana 11, 182.
Pirus 144
Pistacia 169, 175
Pistia 143.
Pityoxylon 128.
Plagiozamites 105.
Planera 173.
Platanus 145, 167, 170, 172, 175.

Platanus orientalis 9.
Platycarya 154, 155.
Plectonema 47.
Pleurospermum 200.
Poacites 21.
Poacordaites 99.
Podozamites 105.
Podocarpus 117, 130, 167.
Polycarpiques 24, 144, 157.
Polygonum 181.
Polypodium 69, 171.
Polyporus 51.
Polytrichum 56.
Populus 141, 144, 147, 169, 171.
Poroxylon 106
Primula 190, 200.
Primulacées 25.
Proangiospermes 137.
Protéacées 144.
Proteophyllum 144.
Protococcoidéés 40.
Protopteris 70.
Protosalvinia 73.
Psaronius 22, 65.
Pseudoaraucaria 120.
Pseudolarix 126.
Pseudotsuga 126.
Psilophyton 83.
Psilotites 83.
Psilotopsis 83.
Psilotum 82.
Ptygmophyllum 113.
Ptéridophytes 59.
Pteris 69.
Pterocarya 154, 155, 156, 172, 175.
Pterophyllum 105.
Pterozamites 105.
Ptilophyllum 105.
Ptychocarpus 64.
Ptychopteris 65.
Ptychoxylon 106.
Punica 171, 175.
Pyrola 188.
Pyxidicula 37.

Quercus 23, 141, 144, 151, 152, 153, 154, 169, 171, 173, 184.
Quercus sessiliflora 3.

Radula 55.
Rachropteris 65.
Ramondia 177, 179.
Ramondia pyrenaica 9, 10.
Ranunculus 187.
Ranunculus bulbosus 26.
Reinschia australis 40, 41.
Reseda 191.
Reseda Jacquini 7.
Retinospora 123.
Rhabdocarpus 102.
Rhacopteris 65.

Rhamnus 23, 145, 169, 174.
Rhaponticum 191.
Rhipidopsis 113.
Rhipocephalus 43.
Rhizocaulon 21, 139, 142.
Rhizomopteris 21, 63.
Rhodiola 188.
Rhododendron 190, 200.
Rhododendron ponticum 190.
Rhodophycées 45.
Rhus 145, 173, 175.
Rhyncospora 182.
Rhytisma 52.
Ribes 174.
Ricciacées 55.
Rivularia 36.
Rosiflores 24, 144.
Royena 146.
Rubiinées 25, 146.
Rumex Acetosella 27.

Sabal 143.
Sagenopteris 73.
Sagittaria 142.
Salicacées 147.
Salicornia fruticosa 29.
Salisburiées 112.
Salix 141, 147, 169, 171, 181, 184, 186.
Salix caprea 3.
Salvinia 72, 73.
Samaropsis 21, 22, 132.
Sambucus 187.
Sapindophyllum 145.
Sapindopsis 145.
Sapindus 145.
Saponaria bellidifolia 7.
Saportaea 113.
Sapotacées 146.
Sapotacites 146.
Sarcotaxus 102.
Sargassum 45.
Sarothamnus scoparius 27.
Sassafras 141, 144, 170, 173.
Saussurea 200.
Saxegothea 117.
Saxifraga 181, 190, 200.
Saxifragacées 25.
Scapania 55.
Scheuchzera 187.
Schizea 66.
Schizolepis 121.
Scolecopteris 64.
Scolymus grandiflorus 8.
Scrophulariacées 146.
Selaginella 83.
Selaginellacées 83.
Senecio leucophyllus 10.
Senftenbergia 60, 70.
Sequoia 121, 129, 140, 166, 168, 170, 172.
Sewardia 105.

Sibbaldia 188.
Sideritis 191.
Sigillaria 87.
Sigillariophyllum 21, 88.
Sigillariostrobus 21, 87, 90.
Siphonées 13, 22, 41.
Siphonema 48.
Siphonocladus 47.
Smilax 143, 169, 170, 173, 175.
Smilax aspera 9, 171.
Soldanella 190.
Sorithamnion 46.
Sphaeria 52.
Sphaeriacées 52.
Sphaerocodium 42.
Sphagnum 16, 56.
Sphenoglossum 73.
Sphenolepidium 121.
Sphénophyllées 74.
Sphenophyllum 74, 75.
Sphenopteris 63, 64.
Sphenozamites 105.
Spiraea hypericifolia 10.
Spiropteris 63.
Sporocarpon 73.
Sporotrichites 73.
Stangeria 104.
Staphylea pinnata 10, 190.
Sterculia 145, 170.
Sternbergia 98.
Stichopteris 64.
Stigmaria 19, 87.
Stigmariopsis 87, 90.
Stipa 190.
Stipitopteris 63.
Streptococcus 35.
Streptothrix 35.
Struthiopteris 66.
Styrax 169, 173.
Styrax officinalis 9.
Sueda fruticosa 29.
Swendenbergia 121.
Swertia 187, 190, 200.
Syringa 23.
Syringodendron 88.

Taeniopteris 63.
Tamus 177.
Taxacées 117.
Taxodiacées 120.
Taxodium 121, 129, 130, 168, 173.
Taxospermum 102.
Taxoxylon 128.
Taxus 118.
Térébinthinées 24, 145.
Teucrium Scorodonia 27.
Thalictrum macrocarpum 10.
Thallophytes 32.
Thelygonum 179.
Thuidium 56.

Thuja 123, 173.
Thujopsis 123, 124.
Thymelinées 24.
Thymus serpyllum 27.
Thyrsopteris 70.
Tilia 169, 184.
Tmesipteris 82.
Todea 67, 69.
Tofielda 200.
Tolypella 58.
Tolypellopsis 5.
Torreya 118, 166.
Trapa 177.
Traquaira 73.
Triceratium 38.
Trichomanes 67, 68.
Trichopitys 113.
Trifolium 188, 190.
Trifolium purpureum 7.
Tsuga 126.

Udotea 42.
Udotéées 42.
Ulodendron 86.
Ulmannia 119
Ulmus 169, 171, 184.
Urédinées 50.
Urticinées 24, 144.

Vaccinium 171, 187.
Veratrum 188.
Veronica Allionii 10.
Verrucaria 48.
Vertebraria 63.
Vexillum 20
Viburnum 141, 146, 167, 170, 173.
Victoria 159
Viscum album 175.
Vitex agnus-castus 9, 175.
Vitiphyllum 145.
Vitis 173, 185.
Vitis vinifera 9, 169, 175.
Voltzia 121.
Volvocinées 40.

Walchia 119, 164
Walchiées 118.
Welwitschia 131.
Whittleseya 113.
Widdringtonia 124, 166
Williamsonia 110.
Woodwardia 69.
Wulfenia 177, 178.

Xanthidium 40.
Xatardia 10, 198.
Xyloma 52.

Yuccites 21, 23, 102.

Zamia 104, 166.
Zamiophyllum 105.
Zamiostrobus 107.
Zamites 105.
Zelkova 170, 172, 175.
Zizyphus 145, 170.
Zonotrichites 48.
Zostéracées 143.
Zygomites 47.
Zygopteris 71, 72.

U. HOLZER,
BINDER,
BOSTON, MASS.